ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XIV 1935 г. ВЫП. 4

ПЯТИДЕСЯТИЛЕТИЕ НАУЧНОЙ И ПЕДАГОГИЧЕСКОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ НИКОЛАЯ МИХАЙЛОВИЧА КУЛАГИНА

Пятидесятилетие ученой деятельности — редкое и значительное событие. Это событие особенно приятно праздновать, когда юбиляр полон сил и с неослабевающей энергией продолжает свою работу на пользу науки, невзирая на тяжелый груз лет. Таков Николай Михайлович Кулагин, заслуженный деятель науки, действительный член Белорусской академии наук и один из старейших профессоров Московского государственного университета.

Николай Михайлович родился 7.I.1860 г. в селе Духовщине Смоленской губернии. В 1880 г. он поступил на естественное отделение Физико-математического факультета Московского университета и в 1884 г. окончил курс наук. Ввиду своих выдающихся способностей Н. М. был оставлен при университете и вскоре здесь же начал педагогическую работу. Уже в 1885 г. он опубликовал несколько статей, и с этого года можно считать юбилейную дату. С тех пор научная работа Н. М. неослабевающим темпом продолжается до настоящего времени. Молодым тридцатилетним человеком Н. М. защитил в Петербургском университете магистерскую диссертацию, а в 1895 г. Московским университетом удостоен степени доктора зоологии.

Научно - преподавательская деятельность Николая Михайловича была наиболее тесно связана с тремя учреждениями: Московским университетом, Тимирязевской сельскохозяйственной академией и народным университетом Шанявского. Работа Н. М. в Московском университете продолжалась вплоть до 1911 г., когда он, будучи в то время приват-доцентом, покинул (вместе с группой других университетских работников) стены университета в знак протеста против незаконных действий черносотенного царского министра народного просвещения Л. А. Кассо. Лишь в 1919 г., уже при советской власти, Н. М. вернулся в родной университет в качестве профессора.

В Тимирязевской академии Н. М. был избран профессором еще в 1894 г. и продолжает в ней свою профессорскую деятельность по настоящее время, числясь уже в Институте животноводства. Наконец в университете Шанявского Н. М. состоял профессором и одновременно деканом естественного отделения с 1912 по 1922 г.

Во всех этих учреждениях Н. М. проделал громадную созидательную работу, а плоды этой работы — бесчисленное множество учеников, рассеянных по всему Союзу и с благодарностью вспоминающих своего учителя, и длинный ряд научных трудов. В результате имя Н. М. Кулагина как наиболее авторитетного энтомолога и крупного зоолога известно всем, кто в нашем Союзе так или иначе соприкасается с зоологией.

Научная деятельность Н. М. отличается исключительным разнообразием и многогранностью. Это объясняется отчасти разнообразием обстановки, в которой приходилось работать Н. М., но главное конечно — широта кругозора Н. М. как зоолога. От вопросов конструкции улья до наиболее важных проблем биологии, как сущность старости и смерти — таков диапазон интересов юбиляра. Характерная черта научного творчества Н. М. — это его исключительная отзывчивость к вопросам народного хозяйства. Н. М. в равной степени теоретик и практик, и в этом несомненно сказалось влияние его учителя, профессора Московского университета А. П. Богданова (1834—1896), столь отчетливо сознававшего равную необходимость развития теоретических и прикладных знаний.

Теоретические работы Н. М. охватывают почти все отрасли биологии. В области систематики он работал над столь различными представителями животного мира, как черви, насекомые и позвоночные, в частности над очень трудными группами, как Lumbricidae и Ichneumonidae. Из морфологических работ, включая сюда и гистологические, нужно отметить капитальные сочинения по анатомии дождевых червей, паразитических (Pentastomum), важные исследования по строению комаров Culicidae, по строению желудка и крови сусликов, гистологические работы по строению яичника различных млекопитающих (шимпанзе, тюленя, зубра, слона) и многие другие. Особую симпатию Н. М. питает к эмбриологии; в качестве темы для своей докторской диссертации он взял развитие паразитического перепончатокрылого Platygaster. Здесь же упомянем его работы о строении яйца саранчи, о развитии саранчовых и обобщающие статьи о зародышевых листках.

Из экологических проблем внимание Н. М. привлекали вопросы влияния на организмы температуры и влажности, зимней спячки, фауны соленых озер, проблема борьбы за существование. Значительное внимание Н. М. уделил и общей физиологии, особенно же таким важнейшим темам, как половое размножение, проблема старения и смерти. По вопросам наследственности перу Н. М. также принадлежит ряд статей.

Наконец отметим работы Н. М. по теории эволюции. В этой области он работал над проблемами происхождения домашних животных, истории русской фауны и вымирания видов, в частности зубра.

Деятельность Н. М. в области прикладной зоологии не менее разнообразна и плодовита. Нет такого более или менее значительного вопроса практической зоологии, которому Н. М. не уделил бы большего или меньшего внимания.

Однако ближе всего сердцу Н. М. прикладная энтомология, и именно эта отрасль его деятельности доставила юбиляру наибольшую известность и популярность. Его неоднократно издававшийся труд «Вредные насекомые и меры борьбы с ними» является настольной книгой каждого энтомолога, так как это—ценнейшее руководство, плод колоссальной эрудиции и личных работ автора. Очень много сил Н. М. отдал и отдает также вопросам пчеловодства, — начиная с первых же лет своей научной деятельности, и, как это вообще характерно для него, работая по всем направлениям данной отрасли. Очень значительны заслуги Н. М. в области медицинской энтомологии: здесь им даны капитальные работы по анатомии Culicidae.

Будучи ряд лет директором Зоологического сада (1889—1894), Н. М. много интересовался вопросами акклиматизации и охраны природы, дав и здесь ряд ценных трудов. Такие важные отрасли народного хозяйства, как рыболовство, птицеводство, овцеводство, промысел

водных млекопитающих, пушной промысел, включая и вопросы пушной торговли, неоднократно и серьезно привлекали внимание Н. М., в результате чего он обогатил русскую научную литературу многочисленными исследованиями, давая пример того, каким образом крупный ученый университетского типа должен отзываться на запросы жизни.

В результате продолжающейся полвека кипучей научной деятельности Н. М. опубликовано огромное количество научных работ. Прилагаемый ниже библиографический список состоит из 229 номеров. Однако, не подлежит сомнению, что и эта цифра все же является преуменьшенной так как составить полную библиографию трудов Н. М. представляется очень трудным делом.

Научные заслуги Николая Михайловича были неоднократно признаваемы различными высокими учреждениями. Еще в 1913 г. Академия наук избрала его своим членом-корреспондентом. В 1933 г. он получил почетное звание заслуженного деятеля науки, а в 1934 г. Н. М. был избран в действительные члены Белорусской академии наук. Наконец в текущем году он стал действительным членом Академии сельскохозяйственных наук имени В. И. Ленина. Затем Н. М. состоит почетным членом Московского общества испытателей природы, действительным членом Русского энтомологического общества, непременным членом Американской ассоциации энтомологов, членом Болгарского энтомологического общества и пр.

Вернувшись после долгого перерыва в университет, Н. М. поставил своей целью организовать преподавание прикладной энтомологии. Начав чтение лекций по этому предмету, Н. М. вскоре приобрел среди студенчества большую популярность, и очень многие студенты-зоологи стали специализироваться по прикладной энтомологии. Этому сильно содействовал также организованный Н. М. коллоквиум по прикладной энтомологии, где студенты выступали с оригинальными докладами и рефератами. Нелегко давалась Н. М. педагогическая работа в университете, особенно же в первые трудные годы существования советской власти. Из-за недостатка топлива паровичок, соединявший Петровско-Разумовское, где находится квартира Н. М., с Москвой, бездействовал, и тогда Н. М. приходилось отправляться пешком в университет, где даже погреться было трудно, так как аудитории и лаборатории почти не отапливались. Только горячая любовь к делу и к университету побуждала его бороться с трудностями и препятствиями.

Труды Н. М. увенчались полным успехом. Вместе с пятидесятилетним юбилеем Н. М. празднует свой десятилетний юбилей энтомологическая лаборатория, входящая в состав Института зоологии Московского университета. Успешно руководимая Н. М. лаборатория, как и кафедра энтомологии, которой тоже заведует Н. М., выполняет важные теоретические и практические работы и занимает одно из первых мест в Институте зоологии. Вместе с тем Н. М. за это время подготовил со своими коллегами и сотрудниками несколько десятков энтомологов с хорошим университетским образованием. Большинство их активно работает в настоящее время на пользу социалистического строительства и многие выполняют очень ответственную работу.

Советский период деятельности Николая Михайловича отличается особенной плодотворностью, так как власть трудящихся дала возможность наиболее полного проявления и развития талантов Н. М. Помимо научно-преподавательской работы он развил в высшей степени полезную общественную деятельность. Бурный расцвет советской энтомологии выдвинул его в первые ряды борцов за новую, со-

циалистическую науку; Н. М. был привлечен к участию в высоких правительственных органах, ведающих народным просвещением и земледелием, и голос его всегда был веским и авторитетным. Особенно же много было сделано Н. М. в области организации прикладной энтомологии. На энтомо - фитопатологических съездах Н. М. играл руководящую роль и постоянно бывал председателем.

Личные качества Николая Михайловича привлекают к нему всякого, имеющего с ним какое-либо дело, — это прежде всего его исключительная доброта, искренность и юношеский пыл в работе и наконец заботливое отношение к молодежи. Сколько молодых работников слышали от Н. М. ободряющее слово и сколько из них получили от него действительную помощь! Бескорыстие и пренебрежение материальными интересами — вторая основная черта Николая Михайловича. Он всегда работал и работает исключительно в силу преданности делу и горячей любви к нему, и это отношение стремится внушить и своим ученикам. Наконец характерная для Н. М. жизнерадостность и бодрость еще более усиливают симпатии к нему окружающих.

Многочисленные учреждения и лица высказали свое искреннее желание принять участие в праздновании юбилея Николая Михайловича. Мы выразим общее чувство всех его товарищей по работе, всех его учеников и всех зоологов нашего необъятного Союза, пожелав заслуженному юбиляру дальнейшей многолетней и столь же плодотворной работы на пользу нашей великой социалистической родины и ее науки.

Е. Смирнов

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК ТРУДОВ АКАД. НИКОЛАЯ МИХАЙЛОВИЧА КУЛАГИНА, ОПУБЛИКОВАННЫХ ДО 1. III.1935 г.

Составлен библиографическим сектором Библиотеки МГУ им. Горького [1]

Принятые сокращения

1. Вестн. зн.—Вестник знания, Лг.
2. Вестн. о. а.—Вестник о-ва акклиматизации животных и растений, М.
3. Вестн. с. х.—Вестник сельского хозяйства, М.
4. Вестн. рыб.—Вестник рыбопромышленности, Пг.
5. ДАН—Доклады Академии наук СССР, Лг.
6. ЕГУЗиЗ—Ежегодник Главного Управления землеустройства и земледелия, СПб.
7. Ест. и геогр.—Естествознание и география, М.
8. Ж. пр. энт.—Журнал прикладной энтомологии, Киев.
9. Зап. Бел. а. н.—Запіскі Беларускай академіі наук, Менск.
10. Защ. раст.—Защита растений от вредителей, Лг.
11. Земл. газ.—Земледельческая газета, СПб.
12. Земл.—Земледелие.
13. Зоол. журн.—Зоологический журнал, М.
14. ИАН—Известия Академии наук СССР, Лг.

14а. Изв. Ком. шелк.—Известия Комитета шелководства.

15. ИМСХИ—Известия Московского сельскохозяйственного института, М.
16. ИМЭО—Известия Московского энтомологического о-ва, М.
17. ИОЛЕАЭ—Известия о-ва любителей естествознания, антропологии и этнографии.
18. И. Пет. с.-х. а.—Известия Петровской сельскохозяйственной академии, М.
19. Клин. мед.—Клиническая медицина, М.
20. И. С.-х. ак. Тим.—Известия Сельскохозяйственной академии им. Тимирязева, М.
21. Люб. прир.—Любитель природы, СПб.
22. МБ.—Мир божий, СПб.
23. Науч. сл.—Научное слово, М.
24. Нов. дер.—Новая деревня, М.
25. Обр.—Образование. СПб.
26. Прир.—Природа, СПб.-М.
27. Русск. вед.—Русские ведомости, М.
28. РПЛ—Русский пчеловодный листок.
29. С. и О.—Сад и огород, М.
30. Сельск. хоз.—Сельское хозяйство, М.
31. Сельск. хозяин—Сельский хозяин, М.
32. С. х. и л.—Сельское хозяйство и лесоводство, СПб.
33. Тр. Н.-иссл. ин-та зоол.—Труды Научно-исследовательского института зоологии, М.
34. ТРОА—Труды Русского о-ва акклиматизации, И.
35. Фр. науки и тех.—Фронт науки и техники, М.
36. Хоз.—Хозяин, СПб.
37. Шк. хоз.—Школьное хозяйство, СПб.
38. A. Zs. f. Ent.—Allgemeine Zeitschrift f. Entomologie, Berlin-Leipzig.
39. Bull. Acad. Sc. St. Pet.—Bulletin de l'Academie des sciences de St. Petersbourg.
40. Centrbl. f. Bakt. Park. u. Infkt.—Centralblatt f. Bakteriologie, Parasitenkunde, Infektionskrankheiten, Jena.
41. Ill. Wchs. f. Ent.—Illustrierte Wochenschrift f. Entomologie, Neudamm.
42. Phys. Russ.—Physiologiste Russe, Moscou.
43. Zool. Anz.—Zoologischer Anzeiger, Leipzig.
44. Zool. Jahr.—Zoologische Jahrbücher, Jena.

---

[1] Список составлен в хронологическом порядке. Описание, означенное звездочкой, сделано не de visu (только по библиографическим источникам).

45. Zs. f. wiss. Zool—Zeitschrift f. wissenschaftliche Zoologie, Leipzig.
46. Zs. f. wiss. Insbiol—Zeitschrift f. wissenschaftl. Insektionbiologie, Berlin-Leipz.
47. Zool. Gart.—Zoologischer Garten, Frankfurt.

1885 г.

1. О пчеловодстве в Духовщинском уезде Смоленской губернии, ИОЛЕАЭ, 46, 1885. в. 1, Зоологический сад и акклиматизация, т. 2, в. 1, стр. 19.

2. О развитии рационального пчеловодства в Смоленской губернии, ИОЛЕАЭ, 46, 1885, в. I. Зоологический сад и акклиматизация, т. 2, в. 1, стр. 54.

3. О статье Гравенгорста, касающейся вопроса применения электричества к целям пчеловодства, ИОЛЕАЭ, 46, 1885, в. 1. Зоологический сад и акклиматизация, т. 2, стр. 9.

4. О строении кишечного канала Pentastomum taenioides, ИОЛЕАЭ, 86, 1885. Труды Зоол. отд. X. Днев. Зоол. отд. о-ва и Зоол. музея, 11, № 2, стр. 22.

5. Полезные и вредные птицы, ИОЛЕАЭ, 57, 1885, в. 1, Моск. муз. прикл. знан. Воскр. объясн. колл. Политехн. муз., стр. 54—56.

6. Об улье галицких пчеловодов, ИОЛЕАЭ, 46, 1885, в. 1. Зоологический сад и акклиматизация., 2, в. 1, стр. 37—38.

1886 г.

7. К фауне Oligochaeta, встречающихся в России, ИОЛЕАЭ, 50, 1886, в. 1. Протоколы засед. зоол. отд. общ., I, в. 1, стр. 142—148.

8. Краткий отчет о зимних экскурсиях 1883 и 1884 гг., ИОЛЕАЭ, т. 50, 1886, в. 1. Протоколы засед. зоол. отд. общ. т. 1, в. 1, стр. 174—176.

9. О кавказских дождевиках, ИОЛЕАЭ, 50, 1886, в. 1. Протоколы засед. зоол. отд. общ., I, в. 1, стр. 349.

10. О наездниках Московской губернии (Ichneumonidae), ИОЛЕАЭ, т. 50, 1886, в. I. Протоколы засед. зоол, отд. общ., т. 1, в. 1, стр. 249—259.

11. О скелете пещерного медведя, пожертвованного д-ром Ванкелем из Моравии, ИОЛЕАЭ, т. 50, 1886, в. 1. Протоколы засед. зоол. отд. общ., т. 1, в. 1, стр. 294—296.

12. О свинье, ИОЛЕАЭ, 57, 1886, в. 2. Воскресн. объясн. колл. Политехн. музея. т. 9, стр. 29—30.

13. Об уродливом ягненке, ИОЛЕАЭ, 50, 1886, в. 1. Протоколы засед. зоолог. отд. о-ва, 1, в. 2, стр. 195—1

1887 г.

14. Объяснение коллекции картин и препаратов по образу жизни муравьев, ИОЛЕАЭ, 53, 1887, в. 1, Моск. муз. прикл. знан. Воскр. объясн. колл. Политехн. музея, 10, стр. 14—15.

15. Отчет о поездке в Крым и Константинополь, ИОЛЕАЭ, 51, 1887, в. 1. Годичное засед. о-ва 15.X.1886, стр. 14—16.

16. Случаи уродства лягушки (Rana temporaria) и черного таракана (Periplaneta orientalis), ИОЛЕАЭ, 86, 1887, Труды зоол. отд. о-ва, т. X. Дневник зоол. отд. о-ва, т. 11, № 5, стр. 19.

17. Zur Anatomie der in Russland vorkommenden Regenwürmer-Lumbricidae, Zool. Anz. 1887, № 278.

1888 г.

18. Биологические наблюдения над японской саламандрой в Московском зоологическом саду, ИОЛЕАЭ, 50, 1888, в. 2. Протоколы засед. зоол. отд. о-ва, т. 1, в. 2, стр. 355—358.

19. Заявление по поводу коллекции проф. Вейдовского, ИОЛЕАЭ, 50, 1888, в. 2. Протоколы засед. зоол. отд. о-ва, I, в. 2, стр. 297.

20. К фауне крымских соленых озер, ИОЛЕАЭ, 50, 1888, в. 2. Протоколы засед. зоол. отд. о-ва, т. 1, в. 2, стр. 430—443.

21. Обозрение коллекций по Coelenterata Зоологического музея Университета, ИОЛЕАЭ, т. 50, 1888, в. 2. Протоколы засед. зоол. отд. о-ва, т. 1, р. 2, стр. 353—354.

22. Отчет о занятиях с 11 мая по 8 июня 1886 г. в зоологической лаборатории Академии наук, ИОЛЕАЭ, 50, 1888, в. 2. Протоколы засед. зоол. отд. о-ва, т. 1, в. 2, стр. 363—370.

23. Программа поездки в Крым летом 1886 г., ИОЛЕАЭ, т. 50, 1888, в. 2. Протоколы засед. зоол. отд. о-ва, т. 1, в. 2, стр 347—348.

24. Списки и описание коллекции земноводных и пресмыкающихся Музея, ИОЛЕАЭ, 56, 1888, в. 2. Труды лаборатории при Зоологическом музее МУ, ч. IV, в. 2. стр. 39.

1889 г.

25. Материалы по естественной истории дождевых червей (сем. Lumbricidae Vejd.), встречающихся в России, ИОЛЕАЭ, т. 63, 1889, в. 2. Труды лаборатории Зоологического музея МУ, т. V, в. 2, стр. 65 (есть и оттиск).

26. Пятый очередной конкурс по птицеводству Общества акклиматизации животных и растений в Московском зоологическом саду, Вестн. с. х., 1889, IV, 928—929.

27. Кулагин Н. М. и Россинский Д. М., Дневник Зоологического сада с 1 января по 1 мая. Вестн. о. а., 1889, 2, стр. 16 (Труды Русск. о-ва акклим. жив. и раст., т. III, ч. I.)

28. Кулагин Н. М. и Россинский Д. М. Дневник Зоологического сада с 1 мая по 1 июня, Вестн. о. а., 1889, 4, стр. 30—32 (Труды русск. о-ва акклим. жив. и раст., т. III, ч. 1).

29. Кулагин Н. М. и Россинский Д. М. Дневник Зоологического сада с 1 июня по 1 июля, 1889, Вестн. о. в., 1889, V. 5, стр. 39—40 (Труды Русск. о-ва акклим. жив. и раст., т. III, ч. 1).

30. Кулагин Н. М. и Россинский Д. М. Дневник Зоологического сада с 1 июля по 1 октября 1889, 6, стр. 45—47 (Труды Русск. о-ва акклим. жив. и раст., т. III, ч. 1).

31. Кулагин Н. М. и Россинский Д. М. Список животных Московского зоологического сада (к 1 мая 1889 г.), Вестн. о. а., 1889, 2, стр. 13—15 (Труды Русск. о-ва акклим. жив и раст., т. III, ч. 1).

32. Aus dem Moskauer Zoologischen Garten. Zoolog. Garten 30, 1889.

33. Ueber einige im Europäischen Russland und in Sibirien vorkommende Arten vo Regenwürmern, Bull. d. l'Acad. d. Sc. de St.-Peters., 32, 1889, I, vv. 1, pp. 181 - 190.

1890 г.

34. К анатомии Lumbricus terrestris в кн. Дневн. VIII съезда русск. естеств. и врачей, изд. под ред. Фаминицына, 1889—1890, № 1— 0).

35. Анализ меда, Сельск. хоз., 1890, стр. 88.

36. Биологические наблюдения над японской саламандрой Московского зоологического сада, ИОЛЕАЭ, 59, 1890. Труды зоол. отд. о-ва, т. VII, стр. 473—476.

37. К истории развития паразитических перепончатокрылых (предварительное сообщение), ИОЛЕАЭ, 57, 1890. Труды Зоол. отд. о-ва, т. VI. Дневн. Зоол. отд. о-ва, № 6, стр. 21—22.

38. К истории развития Platygaster instricator, ИОЛЕАЭ, 67, 1890, в. 2. Труды Зоол. отд., VI. Дневн. Зоол. отд., и Зоол. музея, 13—15.

39. К фауне пресмыкающихся и земноводных Крымского полуострова, ИОЛЕАЭ, 67, 1890, 3. Труды Зоол. отд., т. VI. Дневн. Зоол. отдел. и Зоол. музея, 36—4..

40. Коллекция пресмыкающихся, доставленная П. А. Бурцевым из Уссурийского края, ИОЛЕАЭ, 67, 1890, I. Труды Зоол. отд., т. VI. Дневн. Зоол. отд. и Зоол. музея, стр. II.

41. Миченеровская овчарня, ТРОА, т. 2. Вестн. о-ва акклим. жив. и раст., 1890, 4, стр. 2.

42. Московский зоологический сад. Исторический очерк (с 1864 по 1899 г), ТРОА, т. VII. 1890, стр. 1—85, 2.

43. Павильон-плетень, ТРОА, т. III, 1890, в. 2. Вестн. о-ва акклим. жив. и раст., 1890, 5, стр. 5—6.

44. Птицеводство в Московском зоологическом саду, Сельск. хозяин, 1890, 221—222.

45. Собака лайка «Серый», принесенная в дар Московскому зоологическому саду В. А. Долгоруковым, ТРОА, т. III, 1890, в. 2, Вестн. о-ва акклим., 1890, № 9—10, стр. 1—4.

46. Черви и земноводные, ИОЛЕЭА, 67, 1890, 2. Труды Зоол. отд., т. VI. Дневн. Зоол. отд. и Зоол. музея.

47. Черви и земноводные из тех же коллекций (доставленных В. И. Исаевым), ИОЛЕАЭ, 67, 1890, в. 3. Труды Зоол. отд., т. VI. Дневн. Зоол. отд. и Зоол. музея.

48. Шестой и очередной конкурс птицеводов, устроенный в Московском зоологическом саду с 29 сентября по 1 октября 1890 г. Сельск. хозяин, 1890, 23 — 24, 40 — 41.

49. Дневник Зоологического сада с 1 декабря 1889 по 1 марта 1890 г., Вестн. о. а., 1890, 1, стр. 10 Труды о-ва акклим. жив. и раст., т. III, ч. 2.

50. Дневник Зоологического сада по 1 октября 1890 г., Вестн. о. а., 1890, 5, стр. 8. Труды Русск. о-ва акклим. жив. и раст., т. III, ч. 2.

51. Aus dem Moskauer Zoologischen Garten, Zool. Garten, 31, 1890, № 4, S. 123—124.

52. Zur Anatomie der in Russland vorkommenden Regenwürmer., Zool. Anz., XIII, 1890, № 340, S. 404—406.

53. Zur Entwicklungsgeschichte der Platygaster instricator., Zool. Anz., XIII, 1890, № 341, S. 418—424.

1891 г.

54. Насекомые вредные для сада и огорода, С. и О., 1891, стр. 9—12; 27—29; 37—38; 74—77; 90—92; 105—108; 122—123; 137—139; 152—153; 187—189; 202—205; 216—220; 251—252; 313—315; 344—345.

55. О некоторых вредных насекомых, замеченных летом 1890 г. в Московском Зоологическом саду, ТРОА, т. 1891, ч. 3. Вестн. о-ва акклим., 1891, в. 2, стр. 19—20.

56. Zur Anatomie des Lumbricus terrestris. Biol. Centrbl., 1891, B. 10., 13—14, S. 423.

57. Mitteilung über die Hunderasse Laika. Zool. Jahrb. Abt. für Systematik., 1891, Bd. 6, H. 3, 435—441.

1892 г.

58. Насекомые, вредные для сада и огорода в Средней России, М. изд. «Сад и огород», 1892, стр. 100. Idem, 2-е изд. дополн. СПб. 1894, 94 стр. Idem, 3-е изд. дополн., СПб. 1909, 126 стр. 2-е и 3-е изд. вышли под заглавием «Насекомые, вредные для сада и огорода Средней и Северной России».

59. Ответ на вопрос № 23. Вестн. с. х., 1902, № 13, стр. 16, Изв. Ком. шелк., 1892, т. I, в. 1—2, стр. 18—19.

59а. Русская литература по шелководству, 1890 и 1891 гг., Изв. Ком. шелк., 1892.

60. Notice pour servir à l'histoire du développement des hymenoptères parasites (в кн.: Труды Всемирн. зоол. конгр., 1892, стр. 253—277) (есть и оттиск).

61. Zur Entwicklungsgeschichte der parasitischen Hautflügler. Zool. Anz., 15, 1892, 382.

1893 г.

62. Червь, поедающий листья деревьев в лесах, Русск. вед., 1893, № 181.

1894 г.

63. Вредные для лесов насекомые: Монашенка (Ocneria monacha L.) и главнейшие меры борьбы с ним, М. Моск. муз. прикл. знан., 1894, стр. 15, Idem, 1909, стр. 16.

64. К истории развития паразитических перепончатокрылых, ИОЛЕАЭ, 86, 1894. Труды зоол. отд. о-ва, X. Дневн. зоол. отд. о-ва и Зоол. музея, II, № 1—2, стр. 35.

65. Материалы по естественной истории паразитических перепончатокрылых, ИОЛЕАЭ, 85, 1894. Труды зоол. отд., т. IX, в. 2. Труды Лаб. Зоол. музея, стр. 49.

66. О влиянии воды на жизнеспособность яиц монашенки [В кн.: Доклад второй комиссии по вопросу о мерах борьбы против появившегося в лесах некоторых губерний Средней России вредного лесного насекомого—шелкопряда-монашки (Ocneria monacha), М., 1894, стр. 57—59].

67. Отчеты о русской зоологической литературе. Отчет о литературе по насекомым (1887—189) Тетрадь I, ИОЛЕАЭ, 84, 1894, Труды зоол. отд. о-ва, IX, стр. 214.

68. Саранча и прусик в Рязанской губ. и меры борьбы с ними в 1893 г., С. х. и л., 1894, 4 (февраль), стр. 109—124.

69. Шелкопряд монашенка, Хоз.. I, 1894, № 24, стр. 475—477 (см. также № 58, Idem., 1894).

1895 г.

70. О строении кишечного канала Pentastomum taeniodes, ИОЛЕАЭ, 86, 1895. Труды зоол. отд., X. Дневн. зоол. отд. о-ва и Зоол. музея, II, № 3, стр. 22.

71. Отчеты о русской зоологической литературе, в. III. Отчет по литературе по насекомым за 1895 г., И ЛЕАЭ, 87, 1898, в. 1, стр. 86.

72. Краткий очерк истории устройства и развития Московского зоологического сада, Вестн. о. а. 1895, № 1, стр. 3—26 (Труды Русск. о-ва акклим. жив. и раст., т. V. ч. 1).

73. Петров Н. В. Московский зоологический сад., М. унив. тип., 1895, стр. 63.

1896 г.

74. Непарный шелкопряд. Краткое описание образа жизни и главные меры борьбы с этим насекомым, М., Моск. муз. прикл. знан., 1896, стр. 41.

1897 г.

75. Зимняя спячка животных, Ест. и геогр., 1897, 3, стр. 69—77.

76. К вопросу о строении желудка и крови у сусликов (Spermophilus citellus) во время зимней спячки, ИМСХИ, III, 1897, кн. 1, стр. 6—11.

77. О занятиях международной конференции по охране полезных птиц, ИОЛЕАЭ, 86, 1897. Труды зоол. отд. о-ва, X. Дневник зоол. отд. о-ва и Зоол. музея, II, № 5, стр. 21.

78. О строении кожных желез личинок непарного шелкопряда (Ocneria dispar L.), ИМСХИ III, 1897, кн. I, стр. 12–18.

79. Курс зоологии позвоночных, читанный в 1897/98 академическом году (Моск. с.-х. ин-т).

80. Zur Biologie von Ocneria dispar in Russland — III, Wchs. f. Ent., II, 1897 418—420.

1898 г.

81. Гессенская муха в Курской губернии в 1896 и 1897 гг., М., 1898, стр. 4.

82. К биологии Lyda nemoralis, ИОЛЕАЭ, 86, 1898. Труды зоол. отд. о-ва, X. Дневник зоол. отд. о-ва, II, № 8, стр. 30—33.

83. К естественной истории Pentastomum denticulatum, ИМСХИ, IV, 1898, кн. I, стр. 33—63.

84. Микроорганизмы оспы, ИМСХИ, IV, 1898, кн. 2, стр. 121—126.

85. Наблюдения над температурой пчел в ульях Рута, С. х. и л., 189, 1898, № 4, 163—169.

86. Непарный шелкопряд. Краткое описание образа жизни и главнейших мер борьбы с этим насекомым, изд. 2-е, испр. и дополн. Владимир на Клязьме, изд. Влад. губ. Зем. управ., 1898, стр. 30.

87. Современное строение вопроса о половом размножении животных. Актовая речь в М. с.-х. ин-те (В кн.: Речи и отчеты о деятельности Московского сельскохозяйственного института, М., 1893).

88. Гессенская муха в Орловской и Курской губ. в 1897 г., ИМСХИ, IV, 1898, кн. I, стр. 65—70.

89. Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte von Platygaster. Zs. f. wiss. Zool., 63, 1898, 2, S. 195—235.

90. Über die Frage der geschlechtlichen Vermehrung bei den Tieren. Zool. Anz. XXI, 1898, № 576, S. 653—667.

+91. Zur Entwicklungsgeschichte von Clugea bombycis Thelohan. Zool. Anz., XXI, 1898, № 567, S. 469–483.

92. Zur Naturgeschichte des Pentastomum denticulatum Lam. Centrbl f. Bakt. Park. u. Infkr., I Abt., XXIV, 1848, № 13, S. 489–500, № 14, S 525—534.

93. Zur Biologie d. Infusorien, Phys. Russe, I. 1898—1899, № 15—20, S. 269—275.

94. Zur Frage über den Bau des Magens bei der Fledermaus (Vesperugo abramus) und den Zieselmäuschen (Spermophilus citellus) und des Blutes bei den letzteren während des Winterschlafes, Phys. Russe, I, 1898—1899, № 3—7, S. 95—99.

1899 г.

95. Действие температуры на яички, личинки и куколки пчел (с пасеки Моск. с. х. ин-та), ТРОА, т. VI, 1899, в. 2. Отделение пчеловодства. Доклады и протоколы заседаний, стр. 84—85 (есть оттиск).

96. К биологии инфузорий — ИМСХИ. V, 1899, к. 1, стр. 111—116 (отд. неофиц.).

97. Лекции по систематике насекомых, читаемые в Московском сельскохозяйственном институте. Записаны студ. института П. Е. Вукотичем и В. Ф. Сережниковым, М., 1899, стр. 186.

98. Наблюдения над количеством пчелиного взятка на пасеке Моск. с.-х. ин-та, ТРОА, т. VI, 1899, в. 2. Отделение пчеловодства. Доклады и протоколы заседаний, стр. 86.

99. Die Wirkung der Temparatur auf die Eier, Larven und Puppen der Bienen, Zs. f. Ent., 4, 1899, 13, S. 193—195.

1900 г.

100. Зоология позвоночных. Курс, читанный в 1899—1900 академическом году Московском сельскохозяйственном институте, изд. для студентов, М., 1900, стр. 107.

101. К вопросу о высшем сельскохозяйственном образовании в Германии и России Обр., 1900, № 5—6, стр. 46—55.

102. К вопросу о преподавании естественных наук в средних школах, Ест., и геогр., 1900, № 2, стр. 25—28.

103. К вопросу об образовании пчелами воска, С. х. и л., 96, 1900, 655—662 (есть оттиск).

104. Материалы по истории Зоологического сада с 1864 по 1899 г., ТРОА, 1900, . 7, в. 2, стр. 85.

105. Отчеты о русской зоологической литературе, вып. IV. Отчет о литературе по насекомым за 1896 г., ИОЛЕАЭ, т. 89. 1900, в. 2. Труды зоол. отд., т. XII, стр. 61.

106. Пчеловодство по Парижской выставке, 1900.

1901 г.

107. К вопросу о дыхании некоторых беспозвоночных животных (в кн.: Дневник XI съезда Русск., ест. и врачей, 1901, № 4, стр. 136).

108. К вопросу об образовании пчелами воска (С пасеки Моск. с.-х. ин-та), РПЛ, 1901, № 11, стр. 343—349.
109. Материалы по естественной истории комаров, ИМСХИ, VII, 1901, кн. 1, стр. 1—31.
110. Происхождение пола у пчел, Школьн. хоз., СПб., 1901, № 4, стр. 4—10.
111. Старость и смерть по учению биологов XIX века. М. Б. 1901, № 12, стр. 1—21.
112. Der Bau der weiblichen Geschlechtsorgane bei Culex und Anopheles. — Zs. wiss. Zool., 69, 1901, № 4, S. 578—597.

1902 г.

113. К вопросу об оплодотворении в животном царстве. Труды отд. орнитолог. Русск., о-ва акклим. жив. и раст. Протоколы 1902 г. (есть оттиск).
114. Отчеты о русской зоологической литературе, в. V. Отчет за 1897 г., ИОЛЕАЭ, 1902, стр. 1—51 (есть оттиск).
115. Пчеловодство на всемирной выставке 1900 г., С. х. и л., 1902, № 5, стр. 399—431.
116. С пасеки Московского сельскохозяйственного института, Вестн. с. х., III, 1902, № 10, стр. 7—9.
117. Швейнфуртская зелень как средство борьбы с вредными насекомыми, Вестн. с. х., III, 1902, № 40, приложен. стр. 5—7; № 41, стр. 10—11; № 42, стр. 5—10, № 43, стр. 9—12, № 44, стр. 10—12; № 45, стр. 9—10; № 47, стр. 9—11 (есть оттиск).

1903 г.

118. Рыболовство на озерах Селигер, Осташковского уезда Тверской губ., Сошно Духовщ. уезда и Велесто и Щучье Пореч. уезда Смоленской губ., Вестн. рыб., 1903, № 9, стр. 469.
119. Aus dem Leben der Bienen A. Zs. f. Ent., 8, 1903, № 20—21, S. 395—397.

1904 г.

120. Зоология позвоночных. Курс, читанный в 1903/04 академическом году в С.-х. ин-те. Изд. для студентов, М., 1904.
121. К вопросу о поражении листьев липы тлею, С. и о., 1904, 2 (отв. 10).
122. Лошадь Пржевальского (Equus Przewalskii Polijak) по последним обследованиям, ИМСХИ, X, 1904, кн. 1, ч. 1, стр. 142—172.
123. Энтомология. Вредные насекомые и меры борьбы с ними. Курс лекций, читанный в Моск. с.-х. ин-те в 1903/04 г., М., 1904, стр. 253.
Idem, 1907, стр. 400.

1905 г.

124. К вопросу о предстоящем съезде пчеловодов в Москве. РПЛ, XX, 1905, № 6, стр. 193—194.
125. Николай Александрович Карышев — проф. Моск. с.-х. ин-та, М., 1905.
126. От редактора, РПЛ, XX, 1905, № 1, стр. 3; № 2—3, стр. 53—54; № 4, стр. 117—118; № 5, стр. 153—154.
127. Пчелы и клевер (длина хоботка пчелы), РПЛ, XX, 1905, № 11, стр. 343—355 (есть оттиск).
128. Der Kopfbau bei Culex und Anopheles. — Zs. wiss. Zool., 83, 1905, S. 285—335.
129. Die Länge des Bienenrüssels. Zool. Anz., XXIX, 1905, № 24.
130. Zur Frage über die Struktur der Zellkerne der Speicheldrüsen und des Magens bei Chironomus, 1, 1905, 10, S. 409—415.

1906 г.

131. Жизнь без кислорода, Ест. и геогр., XI, 1906, № 3, 1—11.
132. Законы, касающиеся гнильца, РПЛ, 1906, №№ 4, 5, 6.
133. Законы, касающиеся гнильца, СПб., Тип. Фроловой, 1906, стр. 6.
134. К вопросу о замещении профессорских кафедр в высших учебных заведениях, М., 1906.
135. Половое размножение животных по современным данным науки, Вестн. зн., III, 1906, стр. 312—326; VI, 1906, стр. 460—473.
136. Энтомология. Вредные насекомые и меры борьбы с ними.
Idem, 2-е изд., М., 1913, стр. 481.
Idem, 3-е изд., М., 1922—1923; т. 1, стр. 331; т. II, стр. 275.
Idem, 4-е изд., М., 1927—1930: т. 1, стр. 356; т. II, стр. 308.
Изд 2—4 напечатаны под заглавием: Вредные насекомые и меры борьбы с ними. Курс лекций, читанный в Моск с.-х. ин-те, М., 1906, 253.
137. Ермолаев Н. Д. Труды Всероссийского съезда пчеловодов в Москве с 10 по 16 сентября 1905 г., М., 1906, стр. 377 + 2.

1907 г.

138. Зимняя спячка животных, Ест. и геогр., II, 1907, № 3, стр 69—77.
139. Материалы по естественной истории комаров, ИМСХИ, XIII, 1907, кн. 2, стр. 58 95.
140. Новая постановка высшего сельскохозяйственного образования в Германии, Вестн. с х., 1907, № 4.
141. Новая постановка высшего сельскохозяйственного образования в Германии, Земл., 1907, №№ 11, 12.
142. Старость и смерть по учению естествоиспытателей, М., 1907, стр. 44.
143. Zur Naturgeschichte der Mücken. Zool. Anz., XXXI, 1907, № 26, S. 865—887.
См. также № 123 (Idem, 1907).

1908 г.

144. Вредитель озимых посевов в Московской губ., Руск. вед., 1908, № 214.
145. Зоология беспозвоночных. Курс лекций, читанных в Моск. с.-х. ин-те в 1907/08 г., М., 1909, стр. 149.

1909 г.

См. №№ 58, 63 (Idem, 1909).

1910 г.

146. Всеславянский съезд пчеловодов в Софии с 28 по 27 июня, РПЛ, 1910, № 8 (есть оттиск).
147. Пчеловодство в России (в кн.: ЕГУЗ и З, III, 1910, стр. 485—505).
148 К вопросу о подборе производителей в семье пчел, РПЛ, 1912, 27, 6—13.

1913 г.

149. Главнейшие вредные насекомые для полеводства в Европейской России в последнее двадцатилетие (в кн.: ЕГУЗ и З, VI, 1912, СПб., 1913, стр. 585—638) (есть оттиск).
150. Некролог П. И. Бахметьева, РПЛ, М., 28, 1913, 403—405.
151. Памяти П. И. Бахметьева. Прир., 1913, 1127—1130.
См. также № 136 (Idem, 1913).

1914 г.

152. Инструкция по собиранию дождевых червей (Lumbricidae), СПб., 1914, стр. 4.
153. О причинах вымирания видов, Прир., 1914, I, стр. 33.
154. Предисловие (к кн. Маслова В., Долой старость, СПб., 1914, стр. 71.

1915 г.

155. Влияние метиленовой синьки на окраску комаров, ИМЭО, I, 1915, стр. 95—103.
156. Вредные насекомые в России в 1915 г., Ежег. деп. земл., 1915 (есть оттиск)
157. И. И. Мечников как зоолог. Прир., 1915, № 5, май, стр. 703—706.
158. Насекомые, вредные для полевых культурных растений в Европейской России в 1914 г., ИМЭО, I, 1915, стр. 136—161.
159. О родственном размножении организмов, Прир., 1915, № 6, июнь, стр 833—840.
160. Отчет Правления Московского энтомологического общества о деятельности общества в 1914 г., ИМЭО, т. 1, 1915, стр. XIV—XVI.
161. Предстоящая работа Московского энтомологического общества, Речь при открытии общества 1 марта 1914 г., ИМЭО, т. 1, 1915, стр. 1—8.

1916 г.

162. К вопросу о задачах Центрального энтомологического бюро минерального земледелия, Зем. газ., 1916, № 42.
163. К вопросу о пушной торговле в России, М., 1916, стр. 7.
164. Комнатная муха (Musca domestica L.). К вопросу о борьбе с ней, Люб. пр., XI, 1916, № 3—4, стр. 93—100.
165. О подготовке специалистов по прикладной энтомологии, Ж. пр. энт., 1, 1916, 8 1, 38—43.
166. О строении яичника шимпанзе, ИАН, сер. VI, № X, 1916, № 14, стр. 1253—1266.

1917 г.

167. О вымирании некоторых видов животных, Прир., 1917, 3, 346—366.
168. Яичник слона, ИАН, сер. VI, XI, 1917, стр. 725—742.

1918 г.

169. К биологии пчел, ИАН, сер. VI, т. XII, 1918, № 14, стр. 1569—1577.

170. К вопросу о задачах высших школ (Должны ли дипломы высших школ давать права службы), М., 1918, стр. 12.

171. К вопросу о кормлении пчел патокой, РПЛ, XXXIII, 1918, январь—декабрь, стр. 39—41.

172. К вопросу о роении пчел, РПЛ, XXXIII, 1918, январь—декабрь, стр. 42—48.

173. К истории распространения зубров в России, ИАН, сер. VI, XII, 1918, № 15, стр. 1649—1658.

1919 г.

174. Зубры Беловежской пущи, М., тип. «Синема», 1919, VI, стр. 166 (Моск. научный ин-т).

175. Современное положение вопроса о русском воске., Пг, Акад. наук СССР, 1919, стр. 153. Академия наук СССР. Комиссия по изучению естествознания производительных сил Союза. См. также № 119.

1920 г.

176. К биологии пчел, Изв. Петр. с.-х. ак., 1920, в. 1—4, стр. 329—336.

177. К вопросу о работах местных энтомологических станций (в кн.: Бюллетень 2. Всер. энто-фитопатол. съезда, Пг, 1920, № 5, стр. 1—7).

178. О задачах местных энтомологических станций. Тезисы (в кн.: Бюллетень Всер. энто-фитопатол. съезда, Пг., 1920, № 4, стр. 15—16).

1921 г.

179. К истории фауны Европейской России, Прир., 1921, М., 7—9, 39—58.

180. Комнатная муха (Musca domestica L.) как разноситель заразных заболеваний и способы борьбы с ней, М., Ком. здрав., 1921, стр. 30.

181. О появлении саранчовых в XVIII и XIX столетиях в Европе (в кн.: Труды. 2-го Всер. энтомофитопатологического съезда в Пг 25—30 октября 1920 г., Пб., 1921, 109—122).

1922 г.

182. Главнейшие вредные для полеводства насекомые, М., Гос. изд., 1922, стр. 108.

183. Как уничтожать сусликов, Нов. дер., 1922, стр. 8, 24—26.

184. Русский пушной промысел, Пг., Сабашниковы, 1922, стр. 53.

185. Улей. Какой улей должен выбирать начинающий пчеловод. Нов. дер., 1922, 9, стр. 63—70.

186. Что нужно делать, чтобы меньше было вредителей, Нов. дер., 1922, № 12—13.

См. также № 136 (Idem, 1922).

1923 г.

187. К вопросу о строении яичника зубров (в кн.: Труды 1-го Всер. съезда зоологов, анатомов и гистологов в Петрограде 15—21 декабря 1922 г., П., 1923, стр. 196—197).

188. Как нужно обрабатывать поля, чтобы не было вредителей, М., Эконом. жизнь, 1923, стр. 34 (Попул. б-ка Эконом. жизни, Сельск. хоз., № 37),

189. Кормление пчел. Чем питаются пчелы и чем, когда и как нужно кормить пчел, М., Эконом. жизнь, 1928, 41 стр. (Сельск. хоз.).

Idem, 2-е изд., М., 1924, стр. 37.

Idem, 3-е изд., М., 1925, стр. 35.

190. О выборе рамочного улья, М., Эконом. жизнь, 1923, стр. 14 (Сельск. хоз.).

Idem, 2-е изд., М. 1924, стр. 14.

191. О развитии некоторых видов саранчовых, Извест. Моск. энтом. о-ва, П., 1923, № 2, стр. 1—11.

192. Отчего происходит свищеватость кожи рогатого скота и как с нею бороться, Вс. кожный синдикат, 1923, стр. 16. (Всес. с.-х. и куст.-пром. выставка 1923 г. в Москве).

193. Роение пчел. Роение естественное и искусственное: как то и другое происходит., М., Эконом. жизнь, 1923, стр. 34. (Сельск. хоз.).

Idem, 2-е изд., М., Эконом. жизнь, 1924, стр. 34.

Idem, 3-е изд., М., Эконом. жизнь, 1925, стр. 31.

См. также № 136 (Idem, 1923).

1924 г.

194. Враги земледельца. Главнейшие вредные для полеводства насекомые, М., Нов. дер. 1924, стр. 108.

195. К вопросу о борьбе с зерновым долгоносиком.

Защита раст. от вредит., I, 1924, 1—2, 30—32.
См. также №№ 189, 190, 193 (Idem, 1924).

1925 г.

196. Животные организмы как производственная сила природы, Л.—М., Пучина, 1925, стр. 123.
См. также №№ 189, 193 (Idem, 1925).

1926 г.

197. Охрана пушных зверей. Популярный очерк, М. Нов. дер., 1926, стр. 26.

1927 г.

198. Мероприятия по пчеловодству за десять лет (1917—1927), Пути сельск. хоз., 1927, 1,0 (28), 201—205.
См. также № 136 (Idem, 1927).

1928 г.

199. Борьба за существование и взаимная помощь у животных, М., Работник просв., 1928, стр. 74.
200. Гистологическое строение яичника зубра, Тр. Н.-иссл. ин-та зоол., П, 1928, в. 2, стр. 1—65, илл.
201. К биологии пшеничной угрицы (Tylenchus scandens), ДАН СССР, А., 1928, стр. 2, 35—36.
202. К познанию линьки беломорского тюленя (Hystiophoca groenlandica Lepechin), ДАН СССР, А., 1928, 20—21, стр. 427—430.
203. Николай Николаевич Худяков как член совета высшей школы в Петровско-Разумовском, Изв. С.-х. ак. Тим., 1928, № 3, стр. 164—170.
204. О работах по прикладной зоологии Московского отделения КЕПС (в кн.: Труды 3 Всер. съезда зоологов, анатомов и гистологов Л., 1928, стр. 397),
205. Современное состояние вопросов об охране природы в РСФСР (в кн.: Труды 3-го Всер. съезда зоологов, анатомов и гистологов, Л., 1928, стр. 41—42).
206. Спорные вопросы наследственности, Клин. мед., VI, 1928, № 12, стр. 673—683.
207. Строение яичника гренландского тюленя (в кн: Труды 3-го Всер. съезда зоологов, анатомов и гистологов. Л., 1928, стр. 117).
208. Учет пушных зверей в СССР, Л., Академия наук СССР, 1928, стр. 14 (Академия наук СССР. Комиссия по изучению естественных производительных сил Союза. Материалы № 65).

1929 г.

209. Водные промысловые млекопитающие СССР. Ластоногие и китообразные, М., Гос. политехн. музей, 1929, стр, 119.
210. О строении яичников беломорского тюленя (Hystiophoca groenlandica Lep.). ИАН, Отд. физ.-мат., 1929, стр. 53—60.
211. Сущность процесса оплодотворения, Клин. мед., VII, 1929, № 23—24, стр. 1467—1478.

1930 г.

212. Как и когда нужно кормить и поить пчел, М., Гос. с.-х. изд., 1930, стр. 16 (НКЗдрав РСФСР. Заочн. с.-х. курсы. Отд. пчеловодства. Беседа, урок № 10).
213. Как работать рядовой сеялкой, М., Молодая гвардия, 1930, стр. 8.
214. Культурно-хозяйственные мероприятия для поднятия урожаев и борьбы с вредителями растений, Науч. сл., 1930, 5, 66—75.
215. Что такое роение пчел, М. Сельхозгиз, 1930, стр. 15 (НКЗдрав РСФСР, Заочн. с.-х. курсы. Отд. пчеловодства. Беседа, урок № 11).
См. также № 136 (Idem, 1930).

1931 г.

216. Уборка пчел на зиму, М.—Л., Гос. с-х. изд., 1931, стр. 38.

1932 г.

217. Гибриды между рогатым скотом и родственными ему формами как одна из очередных задач по скотоводству в предстоящую пятилетку (в кн.: Проблемы Урало-Кузбасского комбината, Г. Л., 1932, стр. 406—418) (Академия наук СССР. Труды июньской сессии 1932 г.).
218. Гистологическое строение семенников зубров, ИАН СССР, сер. 11. Отд. мат.-естест. наук, 1932, № 1, стр. 99—108.

219. Лоси в СССР, Л., Академия наук СССР, 1932, стр. 120 (Академия наук СССР. Труды Лаборатории прикладной зоологии).
220. Наука и пушное хозяйство в связи с Урало-Кузбасской проблемой (в кн.: Расписание занятий июньской сессии Академии наук СССР, посвященной проблеме УКК в Новосибирске 12—17 июня 1932 г., Л., 1932, стр. 46—48) (Тезисы доклада).
221. Об оболочке яиц перелетной саранчи, Зоол. журн., XI, 1932, 3—4, стр. 124—132.
Idem (в кн.: Бюллетень Н.-иссл. ин-та зоол., МГУ, 1933),

1934 г.

222. Агратэхнічныя мерапрыемства як сродак барацьбы, са шкоднымі для палядводства насякомым, Менск, Белар. акад. навук, 1934, стр. 30.
223. Вредные насекомые Москвы и ее ближайших окрестностей с 1871 по 1932 г., Зоол. журн., XIII, 1934, 3, стр. 453—472.
224. Дзеянне вільгаці на раввіцце насякомых (в кн.: запіскі Белар. акад. навук., 1934, 3, стр. 88—100).
225. К вопросу об исследовательской работе студентов вузов, Фронт науки и техники, 1934, 5—6, стр 101—102.
226. О происхождении домашнего рогатого скота (в кн:. Москов. зоотехн. ин-т, Труды института), в. 1, М., 1934, стр. 150—179).

Готово к печати и печатается

227. Сводка данных по биологии сайги и кабарги (готово к печати).
228. Овцебык. Современные данные по его анатомии и биологии (в кн.: Моск. зоотехн. ин-т, Труды института, 1935.
229. Эмбриональные листы животных по современным научным данным. Записки Белар. акад. наук, 1935).

Работы, вышедшие под редакцией Н. М. Кулагина

230. Библиотека практического пчеловодства под ред. Н. М. Кулагина, М.—Л., Гос. изд., 1927.
231. Бродский А. и др., Зоологическая хрестоматия, под ред. Н. Кулагина, М., 1912, стр. 462.
232. Буткевич А., Как живут пчелы и как их водить, под ред. Н. М. Кулагина. М., 1913, стр. 60.
233. Дневник зоологического отделения общества и Зоологического музея, изд. редакц. комис. зоол. отд., состоящ. из А. П. Богданова, Н. М. Кулагина и др., 1890—1891 (Извест. о-ва люб. ест антр. и энт., т. 67. Труды зоол. отд., т. VI).
234. Известия о-ва любителей естествознания, антропологии и этнографии, т. 50 1888, в. 2. Протоколы заседаний зоологического отдела общества, т. 1, в. 2. Под ред. А. П. Богданова и Н. М. Кулагина.
235 Карась Я. Зоология млекопитающих. Стенные таблицы с объяснительн. текст, под ред. Н М. Кулагина и Б. М. Житкова, М., 1914, стр. 52, 23 табл.
236. Келлер К., Естественная история домашних животных, перев. под ред. и с пред. Н. М. Кулагина, М., Основа, 1909, стр. 318.
237. Русский пчеловодный листок, 1903.
238. Парамонов А. А., Диференциальный анализ возрастной изменчивости в черепе выхухоли, Л., Акад. наук, 1932, стр 25.
239. Труды совещания пчеловодов в Москве 24 августа 1915 г., М., 1917.
240. Фабр Ж., Жизнь насекомых, перев. под ред. и с прим. Н М. Кулагина, М., 1924.
241. Румянцев П. Д., Амбарные вредители и борьба с ними, под ред. Н. М. Кулагина и М. Л. Сабашникова, 1934.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XIV 1935 г. ВЫП. 4

ИССЛЕДОВАНИЯ НАД ИНТЕРСЕКСУАЛЬНОСТЬЮ У НЕПАРНОГО ШЕЛКОПРЯДА (LYMANTRIA DISPAR L.)

(Часть IV. Общее заключение)[1]

П. А. Косминский

Научно-исследовательский институт зоологии Московского государственного университета.

1. ВВЕДЕНИЕ

На основании своих исследований над явлениями интерсексуальности у непарного шелкопряда Гольдшмидт построил две основные гипотезы: одну, касающуюся определения признака, другую — его осуществления. Придя на основании опытов с непарным шелкопрядом к выводу, что пол определяется количественным отношением M и F[2] и что различия в действии M и F разных рас являются чисто количественными, Гольдшмидт широко распространил это положение на все явления наследственности[3]. Все мутации по Гольдшмидту сводятся к чисто количественным изменениям гена, это действительно не только в пределах одного вида, но даже целого отряда: „Wir können uns vorstellen, dass die ganze Fülle der Formen innerhalb eines Bauplans, also etwa alle Schmetterlinge, Käfer und Vogel ausschliesslich auf diese Weise gebildet werden können, dass sie also alle die gleichen Gene in verschiedenen quantitativen Kombinationen besitzen".

Тесно связана с этим учением о количественных различиях между генами вторая гипотеза, касающаяся уже осуществления признака, — гипотеза определенных скоростей реакцией (abgestimme Reaktionsgeschwindigkeiten). Чем больше количество гена, тем скорее идет определенная реакция; окончательная форма является результатом действия отдельных реакций различных скоростей: «und so geht es..., dass Entwicklung im wesentlichen durch das genbedingte System der abgestimmten Reaktionsgeschwindigkeiten erklärt wird». И эту гипотезу Гольдшмидт в значительной мере строит на основании своих наблюдений над интерсексами, у которых по его мнению чем больше количество F или M, тем скорее идет определенная реакция, тем скорее наступает поворотный пункт, определяющий окончательное строение интерсекса.

Все эти положения развернуты Гольдшмидтом в стройную теорию, и он пытается охватить ею все явления наследственности и формообразования.

[1] См. Зоол. журн., т. X, 1930, т. XIV, в. 1—3, 1935

[2] Так для краткости будем обозначать совокупность мужских (M) и женских (F) факторов.

[3] Goldschmidt R., Physiologische Theorie der Vererbung, 1927.

Нет сомнения, что целый ряд явлений может быть объяснен изменением количественных отношений, взять хотя бы определение пола, где это особенно ясно доказано данными по интерсексуальности у Drosophila (понятие «половой баланс»). Однако утверждение, что каждая мутация является лишь количественным изменением гена, встретила много возражений [1]. Вполне допустимо, что и качественные изменения гена могут вызвать количественные изменения признака. Но кроме того целый ряд явлений мы ни с какой стороны не сможем объяснить ни количественным изменением генов, ни даже только количественными изменениями в процессе развития. Даже в фактах, приводимых самим Гольдшмидтом (1927), мы сможем найти противоречия с его основными положениями. Например случаи доминирования двух рецессивов над одним доминантом (стр. 82).

По Гольдшмидту доминант отличается от рецессива большим количеством генного вещества (стр. 64, стр. 69 и далее), при таких условиях действие двух рецессивов должно приближаться к действию доминанта, так как рецессив количественно меньше доминанта, но качественно одинаков; а в приведенном примере получается обратное: здесь доказывается, что действительно изменение количества гена определенным образом усиливает его действие, но в то же время из этого факта видно, что характер действия рецессива и доминанта совершенно различен.

Мы должны притти к выводу, что теория Гольдшмидта не объясняет всего разнообразия явлений наследственности, а касается лишь более узкого круга явлений.

Если мы отрицаем всеобщность теорий Гольдшмидта, то не будет ничего удивительного в том, что в том материале, который послужил основой для создания теории Гольдшмидта, в явлениях интерсексуальности у непарного шелкопряда, мы найдем ряд фактов, необъяснимых с точки зрения этой теории.

В первых частях нашей работы мы показали, что таких фактов имеется достаточно.

2. ХАРАКТЕР ИЗМЕНЕНИЯ M и F.

Случаи наследственной интерсексуальности, найденные нами в «слабых» линиях и подробно исследованные как в отношении способности передавать эту особенность по наследству, так и с морфологической стороны, обнаруживая во многом очень большое сходство с тем, что исследовано Гольдшмидтом у интерсексов, получаемых при скрещивании различных рас, резко отличаются от них в одном пункте.

Способность давать интерсексов передается исключительно через мать, т. е. мы имеем дело в наших линиях с «сильным» F, так как при сочетании этого F с двумя «слабыми» M получаются интерсексы. Однако такое действие F обнаруживается лишь при наличии M европейских или среднеазиатских рас («слабые» M).

При скрещивании с сильными японскими расами это F оказывается неожиданно слабым, таким же, каким оно является у нормальных самок из тех же мест, откуда получены интерсексуальные линии (см. ч. I и II).

Этот факт в сильной степени противоречит всему тому, что до сих пор наблюдалось Гольдшмидтом и др. в их исследованиях над интерсексуальностью. Там всегда F, вызывающее при сочетании

[1] Muller H. J., Further studies on the nature and senses of gene mutation. Proc. VI intern. congr. Genet., I, 1932.

с двумя слабыми M появление интерсексов, при сочетании с одним сильным M оказывается также сильным, в результате чего получаются нормальные самки.

Попытки Гольдшмидта подогнать наблюдаемые нами явления под его схему, объяснить все это мутацией M, сделанные в последних его работах (1934), оказались совершенно неудачными (см. ч. II этого исследования).

Прежнее предположение Гольдшмидта, что эти явления вызываются неправильным распределением хромосом, также встречает ряд затруднений для его обоснования.

Поскольку наблюдаемая нами особенность передается исключительно через мать, мы должны искать причин, вызывающих интерсексуальность в особенностях плазмы или Y-хромосомы. Можно предположить, что имеется какой-то фактор, вызывающий в дальнейшем при размножении клеток неправильное распределение хромосом, но при таких условиях совершенно необъяснимо, почему при скрещиваниях с сильными расами получаются нормальные, а не мозаичные самцы, почему на степень интерсексуальности оказывает определенное влияние сила M. Можно сделать еще одно предположение, что в наших случаях имеются две сцепленные Y-хромосомы, способные иногда разъединяться, и что в скрещиваниях с сильными японскими самцами мы имели дело со случайным разъединением Y-хромосом, вследствие чего все самки, скрещенные с японскими самцами, были нормальными слабыми. Но раз мы допускаем, что в некоторых случаях двойные Y-хромосомы способны разъединяться, мы должны в любом выводке интерсексуальной линии встретить некоторое количество нормальных самок.

У нас было несколько опытов, когда было получено потомство от всех самок интерсексуальных линий: 1) 95[2] (1—4, 6—17, 14, 14а, 1927; см. генеалогическую таблицу, ч. II; рис. 2) — 12 выводков: 2) скрещивания самок № 96, 1926 с различными самцами (16, 1927, 17—46, 46а, 1927; см. генеалогическую таблицу; ч. II, рис. 2) — 20 выводков; 3) скрещивания самок № 41, 1927, с разными самцами—46 выводков; 4) скрещивания № 37, 1927, с разными самцами — 28 выводков и 5) скрещивания № 3 к. 1927 интерсексуальной воронежской линии с самцами линии Майкоп—21 выводок.

Действительно в ряде выводков мы получили нормальных особей; в первом случае в 4 из 12 (при очень незначительном числе особей в выводке), во втором — в 7 из 20 и в пятом — в 1 из 21. Однако в действительности эти выводки не были нормальными: в потомстве самок из таких «нормальных» выводков снова были получены интерсексы.

Выводки потомства № 41, 1927, и № 37, 1927 все дали или интерсексов или только одних самок. Особый интерес представляет для нас выводок № 37, 1927. В нем было получено 32 самки, из которых 28 были скрещены с самцами европейских или среднеазиатских рас, а 4 — с самцами сильных японских рас. Последние 4 скрещивания дали только самцов или самцов и ничтожное количество самок самой сильной степени интерсексуальности, т. е. то, что получается при скрещивании с нормальными слабыми самками, а все прочие 28 скрещиваний дали сильное проявление интерсексуальности. Совершено невозможно допустить, чтобы в скрещивании со слабыми самцами попали все самки с неразделенными Y-хромосомами, а во все скрещивания с сильными самцами — самки с одной Y-хромосомой.

Все другие возможные объяснения с точки зрения неправильностей в хромосомном аппарате (ненормальности в X-хромосомах)

встречают затруднения в том обстоятельстве, что свойство давать интерсексов передается исключительно через мать.

Наконец предположению о мозаичности в результате неправильного распределения хромосом противоречит и наличие определенных закономерностей в проявлении и выражении интерсексуальности (см. ч. II).

Таким образом мы видим, что наши случаи остаются необъяснимыми, если стоять на точке зрения количественной теории. Раз мы принимаем, что качество F и M во всех случаях одинаково, а явления интерсексуальности вызываются лишь изменением количества генного вещества, то появление интерсексов при наличии двух «слабых» M должно вызываться наличием F, количественно большего, чем обычное слабое F. О степени его силы мы можем судить, сравнивая результаты наших скрещиваний с определенными комбинациями F сильных рас с двумя слабыми M, приводимыми Гольдшмидтом. В некоторых случаях действие F наших рас оказывается сильнее, чем действие F самых сильных японских рас (получение только самок при наличии двух M среднеазиатских или европейских рас), во всяком случае оно не слабее их. Следовательно мы должны принять, что количество F наших интерсексуальных линий приблизительно равно и во всяком случае не меньше, чем количество F сильных японских рас. В действительности же мы видим, что F наших линий при сочетании с бо́льшим количеством M (два M слабых сильнее, чем одно M сильное)[1] дает более «женские» экземпляры, чем при сочетании с меньшим количеством M (в первом случае в определенных выводках интерсексов самой сильной степени, во втором — в лучшем случае самцов с ничтожными остатками женских особенностей).

Такое противоречивое действие одного и того же F совершенно не укладывается в рамки количественной теории, и наблюдаемые нами явления останутся необъясненными, пока мы будем ее придерживаться.

Объяснить наблюдаемые нами явления возможно лишь при условии признания наличия качественных изменений. Мы можем представить себе два типа изменений: или в нашем случае и у сильных рас мы имеем дело с изменениями одного и того же фактора, но эти изменения качественно различны, или же имеется несколько факторов F и в одном случае мы имеем дело с изменением одного фактора, в другом — другого.

Однако введение выражения «качественные изменения» без вложения в него более конкретного содержания не дает конечно объяснения наблюдаемым явлениям.

На основании имеющегося в настоящее время у нас фактического материала мы еще не имеем возможности выяснить точно, какого рода качественные изменения происходят в F, однако пока попробуем сделать некоторые предположения.

Мы полагаем, что, принимая наличие качественных изменений, мы тем самым предполагаем различный характер действия измененных генов в том и другом случае.

Для объяснения наблюдаемых нами явлений нам необходимо сделать еще одно допущение, хотя и противоречащее положениям Гольдшмидта, но основывающееся на ряде фактических наблюдений, именно, что существует много факторов, регулирующих определение пола. Как известно, это с достаточной очевидностью доказано Доб-

---

[1] Сочетание F сильного с двумя слабыми M дает хотя и интерсексуальных, но все же самцов, сочетание того же F с одним сильным M дает нормальных самок.

жанским и Шульцем (1934) [1]. Это условие нам для дальнейшего обязательно нужно принять для факторов M, локализованных в X-хромосомах.

Теперь предположим для объяснения различий между слабыми и сильными расами, что у сильных рас произошла мутация одного из «женских» факторов в смысле усиления «женского» действия. Нормальное существование такой расы возможно лишь при условии, что произойдет изменение одного из факторов M также в смысле усиления общего «мужского» действия, вследствие чего нарушенное в «женскую» сторону равновесие будет восстановлено. Повидимому в исследованных до сих пор случаях всегда происходило изменение о д н о г о из «мужских» факторов: по данным Гольдшмидта ни в одном случае при наличии M слабого и M сильного не наблюдалось явления кроссинговера, что должно было иметь место, если бы слабые и сильные расы отличались по нескольким генам, локализованным в X-хромосоме. Имеем ли мы дело всегда с изменением одного и того же гена у всех сильных и нейтральных рас или же в некоторых случаях разных генов, может быть доказано лишь специальными исследованиями. Таким образом мы предполагаем, что у сильных рас произошло усиление действия и F и M. При скрещиваниях со слабыми расами мы получим в определенных случаях нарушение полового баланса, ведущее к появлению интерсексов или к полному превращению пола.

По отношению к описанным нами явлениям мы предполагаем другое, именно что в F (именно в той части этого комплекса факторов, которая связана с наследованием через мать) произошло изменение другого порядка, не усиливающее действие F, но тормозящее действие M.

Следовательно мы предполагаем, что среди факторов, составляющих F, могут происходить два качественно различные изменения: 1) усиливающее действие F и 2) тормозящее действие M. Фактор, тормозящий действие M, оказывает действие на комплекс факторов, составляющий M слабых рас, в результате чего появляются интерсексы-самцы.

Если мы принимаем, что комплекс «M сильное» отличается качественно от комплекса «M слабого» (здесь можно предполагать и количественное и качественное изменение о д н о г о из многих генов, создающее новые взаимоотношения), то не является обязательным, чтобы факторы, тормозящие действие M слабого, оказывали какое-либо действие на новую качественно отличную совокупность факторов — M сильное.

Если же не будут иметь место торможение M сильного, то при сочетании F наших интерсексуальных линий с одним M сильным мы будем иметь взаимодействие F слабого и M сильного, т. е. нарушение полового баланса в пользу M, и в результате этого появление женских интерсексов или полное превращение самок в самцов.

3. ПОВОРОТНЫЙ ПУНКТ

По определению Гольдшмидта интерсексом называется особь, у которой развитие первоначально идет в направлении одного пола (определяемого числом X-хромосом), а после известного момента (Drehpunkt) — в направлении другого.

---

[1] D o b z h a n s k y Th. and S c h u l z, The distribution of sex. factors in the X-chromosome of Drosophila melanogaster, Journ. of genetics, 28, 1934.

Недостаточно выяснен Гольдшмидтом вопрос, почему у интерсексов всегда развитие идет первоначально нормальным путем независимо от величины отношения M и F. По Гольдшмидту как у мужских, так и у женских интерсексов отношение F/M меняется от 0,84 до 1,20, а F — M от — 20 до + 20, таким образом должны иметься мужские и женские интерсексы с одинаковым отношением. Непонятно, почему гомогаметные особи с преобладанием F все же начинают развитие в мужском направлении, а гетерогаметные с преобладанием M—в женском.

Первоначально этот вопрос Гольдшмидтом замалчивался, хотя еще в 1927 г. Шмальгаузен указал на необходимость выяснения этого вопроса и предложил свое объяснение, что первоначальное развитие определяется массой (половых хромосом и аутосом), а дальнейшее — интенсивностью действия M и F[1].

Такое предположение требует признания качественного различия между половыми факторами разных рас; если первоначальные массы у всех рас равны, то различие в интенсивности может определяться только качественными различиями факторов.

В своих последних работах Гольдшмидт (1934, 10, стр. 102—104) под влиянием Добжанского делает значительные изменения в своей теории и впервые пытается объяснить, почему развитие идет первоначально в направлении пола, определяемого числом X-хромосом.

Он принимает, что первоначальное развитие у непарного шелкопряда, так же как и у прочих животных, определяется балансом между генами, локализованными в X-хромосомах, с одной стороны, и в аутосомах — с другой. Для объяснения же наблюдаемых им явлений интерсексуальности он вводит еще и плазматический фактор F. Таким образом имеется два F: 1) комплекс «женских» факторов в аутосомах (FF) и 2) цитоплазматический фактор F. Первое F для всех рас одинаково, второе—различно. Факторы M, локализованные в X-хромосоме, различны по силе в зависимости от расы.

Теория эта в том виде, в каком ее дает Гольдшмидт, является не вполне ясной. Схема действия M и F, предложенная Гольдшмидтом, совсем не требует непременно наличия кроме прежнего фактора F еще и аутосомных факторов. Основной принцип этой схемы состоит в том, что F (цитоплазматическое) в течение всего развития неизменно и определяет особый порог; если M (в данном случае конечно не самый ген, а его продукция), которое постепенно увеличивается в течение определенного периода развития, перейдет этот порог, то развитие пойдет в мужском направлении; если оно не доходит до этого порога, то развитие все время будет итти в женском направлении: кривая действия M после максимума подъема снижается, таким образом может произойти новое перехождение порога, но уже в обратном направлении.

Женские интерсексы получаются в том случае, когда первое пересечение порога происходит до начала детерминации, если же до начала детерминации происходит второе пересечение порога, то получаются мужские интерсексы. При этом принимается разное время детерминации при слабом и сильном F. Эта схема в то же время объясняет, почему у мужских интерсексов первоначальное развитие идет в мужском направлении, а у женских — в женском. Графически эта схема представлена на рис. 1. По оси абсцисс отложено время развития, по оси ординат — сила M. Fst и Fsch — пороги при действии F сильного

[1] Schmalhausen J., Das Wachstumgesetz und die Quantitätstheorie der Geschlechtsbestimmung. Biol. Zbl., 47, 1927.

и F слабого; Fstt и Fscht — время окончания диференцировки (детерминации) при сильном и слабом F; D ♂ — поворотный пункт при мужской интерсексуальности, D ♀ — при женской.

Надо отметить, что эта схема Гольдшмидта страдает многими недостатками. Гольдшмидт совершенно произвольно допускает, что кривые для одного M и для двух M различны, что совершенно не следует из количественной теории, по которой действие M зависит не от того, в скольких X-хромосомах оно локализовано, но от его количества. Непонятно, почему одно M слабое и одно M сильное, сильно разнящиеся количественно, имеют более или менее сходные кривые, а два M слабые и одно M сильное, для многих случаев очень мало разнящиеся количественно или возможно почти равные, как например два M расы Хоккайдо и один M самых сильных японских рас, имеют резко различные кривые. Наконец совершенно противоречат основному положению теории Гольдшмидта, что скорость реакции увеличивается с увеличением количества фактора, приведенные Гольдшмидтом кривые для двух M слабых и двух M сильных, по которым увеличение действия двух M слабых идет быстрее, чем действия двух M сильных.

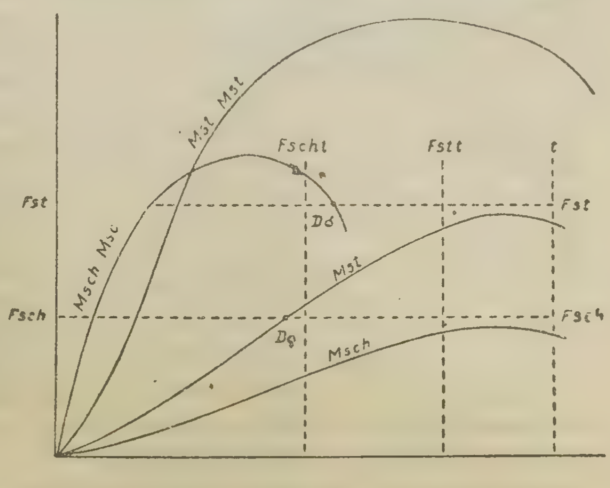


Рис. 1

Как мы видим, в той форме, в какой ее дает Гольдшмидт, эта схема совершенно неприемлема, однако ее можно видоизменить, придав всем кривым M одинаковый характер и расположив их в следующей последовательности по силе M: M слабое, M сильное, 2 M слабые, 2 M сильные. Кривые могут быть любого типа, лишь бы они сначала были восходящими, а потом нисходящими. В нашей схеме (рис. 2) мы для простоты взяли полуокружности, в которых чем больше сила M, тем больше радиус.

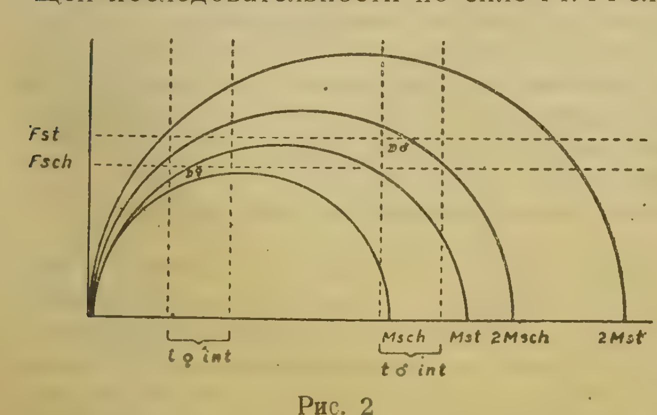


Рис. 2

Конечно при таких условиях необходимо ввести так же, как это делает Гольдшмидт, разные сроки детерминации для мужской и женской интерсексуальности. В этом отношении мы несколько видоизменяем схему Гольдшмидта и даем периоды детерминации (t♂ int и t ♀ int) — вертикальными линиями отмечено начало и конец их. По этой схеме первое пересечение между двумя M слабыми и F сильным должно произойти несколько позднее, чем между одним M сильным и F слабым, а второе пересечение также несколько позднее или несколько раньше, если сила 2 M слабых и M сильного более или менее равна. При одинаковом времени для всех стадий развития у разных рас и гибридов пришлось бы принять, что или при сочетании

одного М сильного с F слабым должны получиться мужские интерсексы или при сочетании двух М слабых с F сильным получатся женские интерсексы. Если же мы введем разные сроки детерминации, допуская, как это делает Гольдшмидт, что при наличии F слабого детерминация происходит значительно раньше, чем при F сильном, то мы получим схему, под которую можно подвести все явления интерсексуальности при скрещиваниях разных рас. Если мы примем разные сроки детерминации как у разных рас, так и у гибридов, то мы сможем построить схему для объяснения явлений интерсексуальности, даже принимая, что во всех случаях М и F неизменены, а изменяются только сроки детерминации (рис. 3). По этой схеме при женской интерсексуальности сроки детерминации наступают немного позднее, чем у слабых рас, а при мужской— немного позднее, чем у сильных.

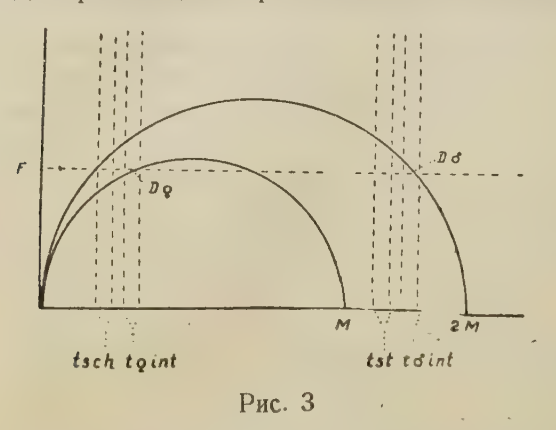


Рис. 3

Однако эти схемы являются в достаточной мере искусственными: они предполагают постоянство F и ход действия М по кривым, не соответствующим тому, что обычно наблюдается при различных биологических процессах. Вообще если мы будем пытаться объяснить наблюдаемые нами явления при помощи произвольных кривых, то мы сможем придумать еще любое количество комбинаций. Однако едва ли такие произвольные построения приблизят нас к разрешению вопроса.

Если же мы примем предложенную в предыдущей главе схему, то вопрос разрешается значительно проще. Те факторы, по которым различаются отдельные расы, являются не основными факторами, а модификаторами, которые вступают в действие несколько позднее основных факторов. Таким образом в самом начале развития взаимодействие F и М как у различных рас, так и у гибридов одинаково; несколько позднее, когда вступают в действие модификаторы, действие F и М изменяется у сильных рас в направлении усиления как F, так и М, у гибридов — в смысле усиления какого-либо одного из них, что ведет к нарушению баланса и к появлению интерсексов; от силы действия модификаторов зависит степень интерсексуальности.

4. ПРИЧИНЫ РАЗЛИЧНОЙ ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТИ РАЗНЫХ ОРГАНОВ

Для объяснения различной чувствительности разных органов к нарушению полового баланса Гольдшмидт принял так называемый «Zeitgesetz der Intersexualität», по которому чем позднее диференцируются органы, тем они чувствительнее к нарушению баланса. Это зависит от разницы во времени поворотного пункта при различном нарушении баланса. Чем менее сильно нарушен первоначальный баланс, тем позже наступает поворотный пункт, тем меньше органов он затрагивает.

Мы видели из II части нашей работы, что целый ряд фактов противоречит основным положениям Zeitgesetz. Некоторые органы, диференцирующиеся поздно, оказываются чрезвычайно стойкими во всех случаях (кольцо IX сегмента у самцов). Органы, начинающие изменяться у самых слабых интерсексов, оказываются не вполне превращенными у самых сильных (крылья у самок, сохраняющие женские особенности на некоторых участках), в то время как органы, кото-

рые начинают изменяться при более сильной интерсексуальности, уже превращены полностью. Развитие интерсексуальных органов идет по промежуточному пути (усики интерсексуальных самок и самцов). Все эти данные заставляют для сохранения теории Гольдшмидта делать ряд поправок, при которых самая теория оказывается лишенной фактического основания. Приходится принимать или очень малое различие во времени поворотного пункта для слабых и сильных интерсексов или же неодновременное наступление поворотного пункта для разных органов.

Но хотя мы не имеем налицо той закономерности, на которую указывал Гольдшмидт, все же определенная закономерность в изменении органов наблюдается: одни оказываются более чувствительными, другие менее. Zeitgesetz давал очень простое и ясное объяснение этой закономерности. Если в его формулировке заменить слово диференцировка словом детерминация, то его можно сохранить как гипотезу, пока еще не имеющую фактического основания, так как моменты детерминации различных органов по отношению к действию M и F нам неизвестны. Не знаем мы поэтому и времени наступления поворотного пункта.

Мы знаем, что развитие организма в направлении того или другого пола начинается очень рано, диференцировка (а только по ней мы можем судить о направлении развития) замечается уже на эмбриональной стадии, но направление развития может быть изменено различными воздействиями. Одним из них можно считать нарушение баланса M и F. Из внешних воздействий, приводящих к интерсексуальным изменениям, известна нам температура и лучи Рентгена. Периоды, когда определенные органы являются чувствительными к различным воздействиям, могут быть разными в зависимости от характера воздействия. Так, усики и uncus изменяются под воздействием температуры на стадию куколки, под действием лучей Рентгена — на стадию гусеницы (Бобров, 1930, Головинская, 1929)[1]. Как мы уже указывали, нам неизвестно, на каком периоде определенные органы чувствительны к нарушению баланса M и F, но во всяком случае этот чувствительный период будет раньше, чем для температурных воздействий (см. ч. III). Если мы примем одновременное наступление поворотного пункта для всех органов, то этот чувствительный период должен быть еще на эмбриональной стадии (см. ч. II).

Нужно иметь в виду два момента: общее состояние клеток органа, когда они способны реагировать на нарушение баланса (в ряде случаев в течение всего развития клетки разница в половом балансе никакого влияния на клетки не оказывает — половой диморфизм представлен далеко не во всех органах, а в ряде органов у самцов и у самок мы наблюдаем полное сходство), и такие взаимоотношения производных факторов M и F, когда нарушение баланса начинает сказываться (если понимать действие M и F по Гольдшмидту). Для получения интерсексов необходимо, чтобы оба эти периода совпадали.

Каковы должны быть последствия нарушения этого баланса? По мнению Гольдшмидта и ряда других исследователей существует определенный антагонизм между действием M и F, действие одного подавляет действие другого в зависимости от количества. Возможно и другое объяснение (Добжанский, 1930), что имеется не антагонизм, но взаимодействие, которое при одном отношении M и F дает раз-

---

[1] Бобров А. С., Экспериментальные исследования над античным шелкопрядом (Orgyia antiqua L.), Русск. зоол. журн. 10, 1930. Головинская К. А., Изменения у Sericaria mori L. под влиянием лучей Рентгена на гусеницу, Русск. зоол. журн., 9, 1929.

витие в направлении женского, при другом — мужского пола. При этом обе теории принимают, что развитие может итти в направлении либо того, либо другого пола и что промежуточные формы получаются вследствие того, что развитие органа шло последовательно в направлении сначала одного, потом другого пола. Обе теории отрицают такое взаимодействие M и F (при ненормальном балансе), которое вызвало бы промежуточное развитие, т. е. для действия M и F принимается закон «все или ничего»: до определенного порога действие в мужском направлении, после него—в женском (или наоборот).

При таких предположениях для объяснения выражения интерсексуальности наиболее приемлемой была бы гипотеза Zeitgesetz со сделанными нами поправками. Посмотрим, насколько подтвердится она фактическими данными и нет ли фактов, стоящих в решительном противоречии с этой гипотезой. Для разрешения этого необходимо иметь детально исследованный материал по интерсексуальным изменениям определенных органов у самцов и у самок и по их развитию. К сожалению у нас такого материала несмотря на большое количество работ по интерсексуальности у непарного шелкопряда имеется очень мало. Более детально обследованы усики. Эти исследования мы и рассмотрим несколько подробнее.

Мы будем сравнивать не усики обычных интерсексуальных самок с усиками самцов-интерсексов, но усики самок типа Гифу, ввиду того что у этого типа выражение интерсексуальности очень близко к тому, что мы видим у самцов-интерсексов, в то время как у обычных женских интерсексов мы замечаем резкую разницу. В этом рассмотрении мы опустим некоторые детали, касающиеся sensillae и окраски усиков, поскольку у Гольдшмидта и Дю-Буа нет данных по этим признакам (тип Гифу нам известен только по описаниям этих авторов). К сожалению у Гольдшмидта имеется очень мало данных по описанию усиков этого типа; он указывает на определенную мозаичность в изменении отростков, но совершенно не упоминает об одной важной особенности, которая очень ясно видна на фотографиях, — это значительно меньшее изменение передних отростков сравнительно с задними, вследствие чего они оказываются значительно короче задних. Таким образом измененные усики самок типа Гифу и интерсексуальных самцов в основном очень сходны. При этом наиболее чувствительными к изменению баланса M и F у самок являются задние отростки, а у самцов — передние.

Если принять Zeitgesetz der Intersexualität, то мы должны признать, что у самок раньше детерминируются передние отростки, а у самцов наоборот, что мало вероятно (см. ч. II, развитие отростков у самцов и самок). Мы в данном случае констатируем очень интересный факт, что определенные части органа, гомологичные у самцов и самок, легче изменяются или в мужскую или в женскую сторону. И такое явление не единично, а наблюдается в ряде гомологичных органов. Опять-таки сравнение мы проведем между типом Гифу и интерсексуальными самцами. Усики у интерсексуальных самок типа Гифу изменяются первыми до изменения крыльев, у самцов-интерсексов в огромном большинстве случаев в наших опытах изменяются после крыльев, а по данным Гольдшмидта—только при самой сильной степени интерсексуальности. Кольцо IX сегмента и тергит VIII сегмента у самцов сохраняют мужской характер при самых высоких степенях интерсексуальности, а у самок они начинают изменяться уже на низших степенях.

Эти явления уже ни в какой мере не могут быть подведены под Zeitgesetz der Intersexualität даже с нашими поправками в формулировке этого закона.

Для разрешения вопроса о ходе развития после поворотного пункта должны послужить данные по развитию у интерсексов органов, имеющих промежуточное строение. Произведенное исследование развития интерсексуальных усиков и uncus показало, что развитие идет с самого начала по промежуточному типу. К сожалению у нас пока нет достаточно полных данных по развитию усиков у особей разных степеней интерсексуальности и по развитию других органов; возможно, что такие исследования дадут нам еще ряд фактов, также трудно подводимых под Zeitgesetz der Intersexualität.

Какие же объяснения мы должны дать тому факту, что некоторые органы оказываются более, а другие менее чувствительными к изменению баланса M и F? Почему гомологичные органы в одних случаях легче изменяются в мужскую сторону, в других — в женскую? На этот вопрос к сожалению в настоящий момент мы не можем дать удовлетворительного ответа, как не можем дать ответа, почему взаимоотношение скоростей одних процессов легко нарушается влиянием температуры, а других с трудом, почему усики самца оказываются гораздо более стойкими к воздействию температуры, чем усики самки.

Но раз не все изменения могут быть объяснены с точки зрения Zeitgesetz, раз этот «закон» не имеет под собой фактического основания, мы имеем право усомниться в самой реальности этого закона и предположить, что интерсексуальные изменения протекают несколько иначе. Конечно все то, что мы будем высказывать далее, ни в каком случае не претендует на название закона, — это только рабочая гипотеза, намечающая вехи для дальнейших исследований.

Мы предполагаем, что у интерсексов первоначально развитие протекает совершенно нормально в направлении того или другого пола, определяемого числом X-хромосом. В определенный момент вступают в действие модификаторы. Это действие может быть различной силы в зависимости от самой силы модификаторов и генотипической среды. Различные органы и их части (или правильнее их зачатки) оказываются в неодинаковой степени стойкими по отношению к действию модификаторов.

В одних случаях это действие модификаторов ведет к промежуточному развитию, в других возможно имеет силу закон «все или ничего». Последнее относится пожалуй к строению чешуек. У мужских интерсексов мы находим всегда или чисто мужские или чисто женские чешуйки. В случае очень сильного действия модификаторов возможно и полное изменение хода развития. Этот период действия модификаторов происходит возможно на очень ранней стадии развития, возможно, что и одновременно для всех органов. Степень изменения определенного органа зависит не от времени поворотного пункта, но от силы действия модификаторов.

В заключение попробуем разобраться в природе этих модификаторов. Факторы M, локализованные в X-хромосоме, мы должны конечно считать генами. Сложнее дело с фактором F, передающимся исключительно через мать. Гольдшмидт, первоначально локализовавший его в Y-хромосме, на основании новых опытов заключает, что он локализован в плазме. С чем мы здесь имеем дело: с «плазматическими генами» или может быть с какими-то симбионтами, изменяющими в определенном направлении состав плазмы, мы не знаем.

Во всяком случае ввиду исключительности этого явления оно должно быть доказано особенно тщательно. Поставленный им в очень широком масштабе опыт для окончательного выяснения вопроса о локализации F Гольдшмидт считает абсолютно безупречным и называет его experimentum crucis (1934, стр. 42).

На первый взгляд действительно опыт Гольдшмидта является чрезвычайно доказательным. Первоначально Гольдшмидт рядом опытов показал, что превращение самок в самцов действительно происходит, что действительно могут существовать самцы типа XY. Наиболее доказательным в данном случае является получение потомства от превращенных в самцов самок, сохранивших еще некоторые женские признаки («Weibchen-Männchen» с мелкими крапинками женских чешуек на крыльях).

Для окончательного разрешения вопроса Гольдшмидт скрещивал самцов из выводка, давшего одних самцов (сочетание слабого F с сильным *M*), с самками нейтральной расы. В тех случаях, когда в скрещивание вводился самец XY, в потомстве должно было получиться вдвое больше самок, чем самцов: $XY \times XY = XX + YX + YX + YY$ (нежизнеспособны). Здесь у половины самок Y от самца, т. е. Y слабой расы. Самки из выводков, давшие вдвое больше самок, чем самцов, были скрещены с сильными самцами, таких скрещиваний было поставлено 365, давших до 100 000 особей.

Если бы F передавалось через Y, то около половины этих скрещиваний должны были дать исключительно самцов (сочетание слабого F и сильного *M*). Однако во всех выводках были обнаружены самки.

Опыт был поставлен и задуман безукоризненно за исключением одного момента. О наличии в скрещивании самцов XY судилось по отношению полов в потомстве: 2 ♀ : 1 ♂. Такое отношение однако может получиться и от других причин. Опыт был бы настоящим experimentus crucis, если исходными для опыта были взяты интерсексы типа Weibchen-Männchen, т. е. заведомо превращенные самки, или по крайней мере взятые самцы были бы проверены скрещиванием с самками с сильным F и с *M* типа Хоккайдо при условии, что сочетание *M* Хоккайдо с *M* той расы, из которой происходили самки, давшие при скрещивании с сильной расой только самцов, дает достаточное количество мужских интерсексов[1]. Тогда бы настоящие самцы дали в потомстве интерсексов, а в потомстве превращенных самок их не было бы. Только потомство самцов, проверенных контрольным скрещиванием и давших в этом скрещивании достаточно большое количество особей, по которому можно было бы судить о том, что отсутствие интерсексов не является случайным, следовало бы пустить для дальнейшего опыта.

5. ВЫВОДЫ

На основании детального исследования интерсексов наших линий как со стороны наследования свойства давать интерсексов, так и со стороны их морфологии и сравнив их с интерсексами, полученными при скрещивании различных рас, мы приходим к следующим выводам.

1. Количественная теория Гольдшмидта не только не имеет того всеобъемлющего значения, которое ей придает Гольдшмидт, но не объясняет даже некоторых случаев в явлении интерсексуальности у непарного шелкопряда, исследование которого послужило основой для построения всей этой теории.

2. Мы должны принять для непарного шелкопряда так же, как и для дрозофилы, наличие многих генов, определяющих развитие в направлении того или другого пола, причем «мужские» факторы, совокупность которых мы обозначаем *M*, локализованы в X-хромосоме,

---

[1] $F_{st}\ M_{hok} \times M_{st}\ M_{sch}\ M_{hok}\ M_{st}$ (нормальные), $M_{hok}\ M_{ch}$ (интерсексы) $F_{st}\ M_{hok} \times F_{sch}\ M_{st}\ M_{hok}\ M_{st}$ (нормальные).

женские факторы локализованы в аутосомах (F), кроме того имеются передающиеся исключительно через мать дополнительные женские факторы (G). Расхождение наше в этом отношении с Гольдшмидтом — в отрицании наличия только одного фактора для M.

3. Мы должны признать качественное различие между действием генов слабых и сильных рас.

4. Сильные расы образовались повидимому в результате мутации фактора G в смысле усиления его действия и соответственной мутации одного из факторов M (качественного характера) также в смысле усиления, что восстановило половой баланс. Ввиду того что мутация коснулась в каждом отдельном случае одного только фактора, естественно при сочетании X-хромосомы от слабой расы и X-хромосомы от сильной кроссинговера между ними не обнаруживается и всегда отдельная X-хромосома оказывается или «слабой» или «сильной».

5. В нашем случае повидимому произошла мутация, качественно отличная от мутации G у сильных рас; возможно, что она вызывает торможение действия совокупности генов, определяющих M слабое. Ввиду этого необязательно наличие какого-либо действия этой мутации на новую (качественно разнящуюся) совокупность генов, которые определяют M сильное. Поэтому при сочетании G наших интерсексуальных линий с двумя M слабыми мы получаем торможение, ослабление силы M, результатом чего являются интерсексы. При наличии сильного M торможения не получается, и поэтому сочетание G интерсексуальных линий с одним M сильным дает тот же результат, что и сочетание G нормальных слабых рас с M сильным, т. е. самые сильные степени интерсексуальности или даже превращение самок в самцов.

Конечно это объяснение является пока только рабочей гипотезой, требующей дальнейшей разработки.

6. В теории Гольдшмидта о поворотном пункте и Zeitgesetz der Intersexualität доказанным можно считать только первоначальное развитие в направлении пола, определяемого числом X-хромосом. Zeitgesetz фактическими данными не подтверждается.

7. Различие в чувствительности отдельных органов в отношении интерсексуальных изменений может быть объяснено на основании Zeitgesetz только при принятии целого ряда поправок, которые требуют еще фактической проверки, а некоторые явления, как например изменение отростков усиков, необъяснимы на основании этого закона.

8. Наступление поворотного пункта после некоторого периода нормального развития следует объяснить тем, что модификаторы G и один из генов, входящих в совокупность M сильного, вступают в действие несколько позднее, чем прочие гены, определители пола.

9. Кривые, приводимые Гольдшмидтом для объяснения явлений интерсексуальности, неприемлемы: приводимые в первых работах — потому, что они не объясняют, почему первоначальное развитие идет всегда в сторону пола, определяемого числом X-хромосом, несмотря на возможность преобладания F при двух X-хромосомах и преобладания M при одной; приводимые в последних работах — потому, что для двух M и для одного M даются кривые разного характера, а также потому, что принятое Гольдшмидтом на его схеме более быстрое возрастание силы двух M слабых, чем двух M сильных, противоречит общей установке Гольдшмидта, что скорость реакции пропорциональна количеству гена.

Принимая введенное Гольдшмидтом изменение времени диференцировки (детерминации), можно сделать схему Гольдшмидта более приемлемой, построив для всех M (M слабое, M сильное, 2 M слабых,

2 M сильных) кривые одного порядка; но и эта схема будет искусственной, так как предполагает совершенно недоказанное положение, что действие M идет сначала по восходящей, потом по нисходящей кривой. Принимая эту схему, можно и совсем обойтись без признания изменения силы M и F у разных рас, допуская лишь изменение времени детерминации. Беря произвольные кривые, можно конечно построить сколько угодно схем, но вообще такие схемы только тогда могут иметь значение, когда они имеют реальное основание для их построения.

10. Вопрос об интерсексуальности у непарного шелкопряда несмотря на многолетнюю и тщательную проработку его Гольдшмидтом, построившим на основании его ряд блестящих гипотез и давшим им очень расширенное толкование, является еще далеко не доработанным и требует подведения под построенные гипотезы фактического основания. Законы, выведенные на основании одного частного случая, не могут быть распространены на все учение о наследственности, тем более, что далеко не все эти законы обоснованы и многие из их являются пока не более чем гипотезами.

UNTERSUCHUNGEN ÜBER INTERSEXUALITÄT BEI LYMANTRIA DISPAR L.

IV. ALLGEMEINE SCHLUSSFORLGERUNGEN

Von P. Kosminsky

Zusammenfassung

Auf Grund einer eingehenden Untersuchung der Intersexen unserer Linien, sowohl in Hinsicht der Vererbung der Fähigkeit Intersexen zu liefern, als auch in Hinsicht ihrer Morphologie kommen wir, wenn wir sie mit Intersexen vergleichen, die durch Kreuzung verschiedener Rassen erhalten wurden, zu folgenden Schlüssen.

1. Der Goldschmidtschen Quantitätstheorie fehlt nicht nur die allumfassende Deutung, die ihr Goldschmidt zuschreibt, sondern sie erklärt nicht einmal einige Fälle in der Intersexualitätserscheinung von Lymantria dispar, deren Untersuchung ja als Grundlage für die ganze Theorie diente.

2. Wie für Drosophila, müssen wir auch für den Schwammspinner das Vorhandensein zahlreicher Gene annehmen, die die Entwicklung in Richtung dieses oder jenes Geschlechtes bestimmen, wobei die „männlichen" Faktoren, deren Gesamtheit wir als M bezeichnen, im X-Chromosom, die „weiblichen" Faktoren (F) hingegen in den Autosomen lokalisiert sind, und ausserdem noch „weibliche" Ergänzungsfaktoren (G) bestehen, die ausschliesslich durch die Mutter vererbt werden. Unsere Anschauung weicht darin von der Goldschmidtschen ab, dass das Vorhandensein nur eines Faktors für M verneint wird.

3. Wir müssen einen qualitativen Unterschied in der Wirkung von Genen schwacher und starker Rassen anerkennen.

4. Die starken Rassen sind augenscheinlich durch Mutation des Faktors G im Sinne einer Verstärkung seiner Wirkung und durch entsprechende Mutation eines von den M-Faktoren (qualitativen Charakters) ebenfalls im Sinne einer Verstärkung, wodurch das sexuelle Gleichgewicht wiederhergestellt wurde, entstanden. Da die Mutation in jedem einzelnen Falle nur einen Faktor betraf, ist es deutlich, dass bei Kombination eines X-Chromosoms einer schwachen Rasse mit einem solchen von einer starken zwischen ihnen kein crossing-over aufgedeckt wird und jedes einzelne X-Chromosom entweder „stark" oder „schwach" ist.

5. In unserem Falle ist es augenscheinlich zu einer Mutation gekommen, die qualitativ verschieden von der Mutation des G bei starken Rassen ist und womöglich die Wirkung aller jener Gene hemmt, die das schwache M bestimmen. Demnach braucht nicht unbedingt irgendeine Wirkung dieser Mutation auf eine neue (qualitativ verschiedene) Gesamtheit von das starke M bestimmenden Genen vorliegen. Daher erhalten wir bei der Kombination des G unserer intersexuellen Linien mit zwei schwachen M eine Hemmung, eine Abschwächung der M, im Ergebnis wovon Intersexen auftreten. Bei Vorhandensein eines starken M entsteht keine Hemmung, demzufolge die Kombination der intersexuellen Linien mit einem starken M dasselbe Resultat liefert wie die Kombination des G normaler schwacher Rassen mit einem starken M, d. h. die allerstärksten Intersexualitätsgrade, ja sogar eine Verwandlung von Weibchen in Männchen.

Selbstverständlich ist diese Erklärung vorläufig nur eine Arbeitshypothese, die einer weiteren Prüfung bedarf.

6. In der Goldschmidtshen Theorie vom Drehpunkt und dem Zeitgesetz der Intersexualität kann nur die anfängliche Entwicklung in Richtung des durch die Zahl der X-Chromosomen bestimmten Geschlechts als bewiesen betrachtet werden. Das Zeitgesetz wird nicht durch Tatsachen bestätigt.

7. Der Empfindlichkeitsunterschied einzelner Organe inbetreff intersexueller Veränderungen kann auf Grund des Zeitgesetzes nur bei Annahme

einer ganzen Reihe von Korrekturen erklärt werden, die noch einer Nachprüfung bedürfen, während einige Erscheinungen, wie z. B. die Veränderung der Antennenfiedern, auf Grund dieses Gesetzes schon überhaupt nicht erklärt werden können.

8. Das Eintreten des Drehpunktes nach einer gewissen Zeit normaler Entwicklung ist dadurch zu erklären, dass die Modifikatoren und eine von den Genen aus der Gesamtheit des starken *M* etwas später zu wirken beginnen, als die übrigen geschlechtsbestimmenden Gene.

9. Die von Goldschmidt zur Erklärung der Intersexualitätserscheinungen angeführten Kurven sind nicht annehmbar; die in den ersten Arbeiten enthaltenen aus dem Grunde, dass sie nicht erklären, weshalb die anfängliche Entwicklung immer in Richtung des durch die Zahl der X-Chromosomen bestimmten Geschlechts verläuft — trotz der Möglichkeit eines Übergewichts von F bei zwei X-Chromosomen und eines Übergewichts von M bei einem X-Chromosom; die in den letzten Arbeiten (Abb. 1) aus dem Grunde, dass für zwei *M* und für ein *M* Kurven verschiedenen Charakters gegeben werden, und auch deshalb, weil die von Goldschmidt in seinen Schema angenommene raschere Zunahme der Stärke zweier schwachen *M* als zweier starken *M* der allgemeinen Einstellung Goldschmidt widerspricht, dass die Reaktionsgeschwindigkeit der Genquantität proportional ist.

Durch Annahme der von Goldschmidt eingeführten Veränderung der Differenzierungs-(Determinations) Zeit kann man das Goldschmidtsche Schema annehmbarer machen, indem für alle *M* (schwache *M*, starke *M*, 2 schwache *M*, 2 starke *M*) Kurven gleichen Charakters gezeichnet werden (Abb. 2); aber auch dies Schema wird künstlich sein, da es den völlig unbewiesenen Satz voraussetzt, dass die Wirkung des *M* erst in aufsteigender und dann in absteigender Kurve stattfindet. Wenn dies Schema angenommen wird, kann man sich auch völlig ohne Anerkennung einer Veränderung der *M*- und F- Stärke bei verschiedenen Rassen behelfen, indem nur eine Veränderung der Determinationszeit angenommen wird (Abb. 3). Bei Annahme willkührlicher Kurven kann man natürlich eine beliebige Anzahl von Schemata zeichnen, doch können solche Schemata nur dann von Bedeutung sein, wenn für ihre Aufstellung ein wirklicher Grund besteht.

10. Das Intersexualitätsproblem beim Schwammspinner ist trotz der langjährigen und sorgfältigen Untersuchungen Goldschmidt's, der auf Grund dieser eine Reihe glänzenden Hypothesen aufgestellt und diesen Hypothesen eine recht weit gehende Deutung gegeben hat, noch lange nicht bis zu Ende analysiert und verlangt, dass den aufgestellten Hypothesen ein Tatsachenfundament zugrunde gelegt werde. Die aus einem besonderen Fall abgeleiteten Gesetze dürfen nicht auf die gesamte Lehre von der Vererbung ausgezeichnet werden, und das umso mehr, dass lange nicht alle von diesen Gesetzen begründet und viele von ihnen vorläufig nicht mehr als Hypothesen sind.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XIV 1935 г. ВЫП. 4

ЧЕЛЮСТНОЙ АППАРАТ ПАУТИННОГО КЛЕЩИКА TETRANYCHUS TELARIUS (L.) И ЕГО ОТПРАВЛЕНИЯ В СВЯЗИ С ВОПРОСОМ О ХИМИЧЕСКОЙ БОРЬБЕ С КЛЕЩИКОМ

Э. Беккер

К ЗАДАЧЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

Как известно, вопрос о применимости и неприменимости кишечных ядов в борьбе с вредителем стоит в прямой зависимости от устройства пищеприемного аппарата. В то время как наличие типичного грызущего челюстного аппарата не возбуждает сомнений в том, что кишечные яды, нанесенные тем или иным способом на поверхность пищи вредителя, достигнут места своего назначения, в случае колющесосущего аппарата целесообразность применения кишечных ядов может быть под сомнением. В конечном счете вопрос в данном случае сводится к тому, попадает ли жидкая пища в кишечник вредителя растения непосредственно из органа растения-хозяина или эта жидкая пища благодаря уколу со стороны вредителя сначала вытекает на поверхность органа растения, с тем чтобы уже отсюда поступить в кишечник вредителя. В самом деле в последнем случае и можно рассчитывать на растворение яда, нанесенного на поверхность органа растения, в соке растения и на последующее попадание его при акте сосания с пищей в кишечник.

Как известно, в борьбе с паутинными клещиками принято применять преимущественно контактные яды; таковы эмульсии минеральных масел, калифорнийская смесь, сера. Этим самым очевидно отрицается значение кишечных ядов в борьбе с клещиком, в чем немалую роль сыграло повидимому наличие колющесосущего аппарата. Предположение, что колющесосущий аппарат клещика действует вполне аналогично колющесосущему аппарату членистохоботных, например тлей, если не неудачный опыт применения кишечных ядов в борьбе с клещиком, послужило тому причиной. Очевидно однако, что окончательное решение в вопросе применимости или неприменимости кишечных ядов должно дать детальное изучение строения пищеприемного аппарата клещика; пока у нас не будет точных сведений о строении и функции этого аппарата, нам не отрешиться от сомнений и попыток применения таких средств, которые быть может a priori являются бесполезными.

ДАННЫЕ ЛИТЕРАТУРЫ

Обращаясь к вопросу об анатомическом строении пищеприемного аппарата паутинного клещика, наведем справку, что известно об этом в литературе. С тридцатых годов прошлого века до начала текущего

к решению данного вопроса обращался ряд исследователей. Первую попытку следует признать очень неудачной. Известный анатом Дюфур (Dufour) в своей работе 1832 г.[1] дает весьма краткие поверхностные и неверные сведения о челюстном аппарате паутинного клещика, допуская в составе аппарата всего одну пару челюстей, именно верхних челюстей; наличие щупалец он отрицает.

Краток в своем описании и следующий автор — Дюже (Dugés)[2], работа которого была напечатана лишь двумя годами позже работы Дюфура; однако краткое описание Дюже по существу правильно. В челюстном аппарате он признает хоботок, следовательно орган сосания. Он различает в нем пару щетинок, сидящих на мясистом вздутом основании (bulbe charnu). Из объяснения к рисунку[3] можно заключить, что Дюже щетинку плюс соответствующую часть основания принимает за верхнюю челюсть. Пара верхних челюстей образует род губы (lévre)[4]. Другая треугольная губа несет пару толстых, укороченных конических щупалец с коротким и толстым крючком на предпоследнем членике.

Таким образом Дюже выяснил для паутинного клещика обычный у паукообразных состав пищеприемного аппарата из двух пар конечностей, из которых первая пара — верхние челюсти в данном случае двучленисты, состоя из щетинки и ее основания, а вторая пара, соответствующая ногощупальцам (педипальпам) прочих паукообразных, у клещей состоит из 2 щупалец и общего основания — гипостома, представляющего результат слияния пары основных члеников педипальп.

Все последующие авторы за исключением Доннадье (Donnadieu)[5], который совсем не справился со своей задачей и дал сплошь ошибочное описание челюстного аппарата, указав даже лишнюю, не существующую 3-ю пару челюстей, принимают состав пищеприемного аппарата, описанный Дюже, и вносят лишь детали в описание его состава

К таким деталям относятся упомянутые Клапарэдом (Claparède)[6] зубцы, сидящие на суженном конце гипостома и обращенные своей вершиной к основанию последнего; этим зубцам Клапарэд склонен придавать большое значение: наличие этих зубцов делает гипостом Tetranychidae похожим на гипостом Ixodidae; основываясь на этом сходстве, Клапарэд предполагает между данными семействами близкое родство. Далее на конце bulbe charnu (Dugés), который Клапарэд считает не основанием верхних челюстей, а особым образованием, называя его эпистомом, автор находит у щетинок влагалище, окружающее место выхода щетинок и являющееся продолжением нижней поверхности эпистома.

Дальнейшие детали о строении челюстного аппарата клещика дает работа Тарджиони Тоцетти (Targioni Tozzetti[7]; «эпистому» Клапа-

---

[1] Annales des sciences naturelles, T. 25, 1832, p. 279. „point de palpes; deux mandibules saillantes adossées ou contiguës par leur face interne, debordant la partie antérieure du corps sous l'apparence d'un bec court, gros, obtus, susceptibles de très peu d'écartement".

[2] Annales des sciences naturelles. Zoologie, Sér. 2, T. 1. 1834. Recherches sur l'ordre des Acariens en général el la famille des Trombidiés en particulier, p. 25: „Un sugoir tout semblable à celui des Raphignathes, mais à deux acicules sans soie et qui ont un peu plus de longueur; des palpes aussi à crochet fort court et épais, mais eux mêmes en totalité gros, courts, conoïdes, appliqués sur une lèvre triangulaire et formant avec elle une sorte de tête obtuse et bifurquée".

[3] p. 45, fig. 5; ср. и fig. 1 и 2.

[4] p. 45, fig. 1.

[5] Recherches pour servir à l'histoire des Tetranyques. Annales de la Société Linnéenne de Lyon. T. 22, p. 72—79. 1876.

[6] Studien an Acariden. Zeitschrift f. wissenschaftliche Zoologie, B. 18, S. 484—5, 1868.

[7] La bocca ed i piedi dei Tetranychus. Bolletino della Società Entomologica Italiana, Anno IX, Pag. 335—338, 1877.

рэда автор дает ту же морфологическую оценку, как и Клапарэд; он, как и последний, придерживается того мнения, что верхние челюсти представлены лишь щетинками. Влагалище щетинок, на присутствие которого впервые указал Клапарэд, он представляет себе в виде перепонки, поддерживаемой двумя боковыми утолщениями. Он подтверждает отмеченное уже Клапарэдом залегание основания колющей щетинки в виде петли в «эпистоме», при этом указывая, что петля лежит в сумке, которая однако собственной оболочки не имеет; к чему прикрепляются щетинки в сумке, как они выходят через вершину «эпистома», автор выяснить не мог; он упоминает и о том, что мышц, приводящих в движение щетинки, он не видел. Тарджиони Тоцетти описывает подробнее и гипостом, который он называет челюстями собственно (vere mascelle). Суженный дистальный конец гипостома он описывает в виде двух треугольных пластин, медиальные, соприкасающиеся друг с другом, края которых к основанию расходятся, образуя таким образом треугольный промежуток; этот промежуток автор считает ротовым отверстием; он описывает его прикрытым особой толстой пластинкой, обладающей полосатостью и зубчатостью и кажущейся внутренним органом. Эта пластинка стоит в связи с парой аподем, отходящих от задних углов рта.

Последним по времени автором, касавшимся строения челюстного аппарата паутинного клещика, был Ганштейн[1] (Hanstein). Ганштейн не дает никаких новых фактов, высказывая лишь свое мнение по вопросу о морфологическом значении «bulbe charnu» и влагалище стилетов (колющих щетинок). «Bulbe charnu» он считает составной частью верхних челюстей, результатом слияния обоих основных члеников этой пары конечностей. Влагалище стилетов он принимает за хитиновую пластинку ложечковидной формы («Chitinblättchen von etwa löffelförmiger Gestalt»)).

ВЫВОДЫ НА ОСНОВАНИИ ЛИТЕРАТУРНЫХ ДАННЫХ

К таким же выводам приводят результаты исследований всех упомянутых выше авторов, поступает ли жидкая пища в переднюю кишку с поверхности листа или из его толщи? Работы Дюфура, Дюже, Клапарэда, Ганштейна не дают нам сведений о передней кишке и местонахождении ротового отверстия; указание на местонахождение ротового отверстия мы находим лишь у Тарджиони Тоцетти. Согласно данным последнего колющий аппарат находится над гипостомом, рот же на нижней поверхности гипостома; таким образом стилеты и рот оказываются пространственно разобщенными; акт укола и акт сосания ввиду этого происходят не одновременно; если только данные Тарджиони Тоцетти правильны, после укола челюстной аппарат должен был бы принять иное положение для акта сосания; принятие пищи могло бы быть лишь с поверхности. Таким образом факты, сообщаемые Тарджиони Тоцетти, склоняют к тому, что бороться с паутинным клещиком можно было бы и кишечными ядами.

На такой вывод можно было бы сделать следующее возражение: нет необходимости челюстному аппарату коренным образом изменять свое положение; местонахождение рта находится на нижней поверхности при основании конической дистальной части гипостома; достаточно допустить, что при разрушении стилетами листовой мякоти за стилетами в последнюю погрузится и дистальная клиновидная часть вплоть до ротового отверстия. Такое допущение однако невозможно, поскольку четырехчленистое щупальце плотно примыкает к кониче-

[1] Beiträge zur Kenntnis der Gattung Tetranychuts Duf, Zeitschr. f. wissensch. Zoologie B. 70, 1901. S. 75—78.

скому сужению гипостома со стороны и отведено быть в сторону не может; мало того основной членик щупальца сращен с гипостомом; подвижны лишь короткие дистальные членики щупальца, которые могут подгибаться; эта способность подгибаться однако очень ограниченная. Дальнейшее возражение на наш вывод мы как будто находим в двурасщепленности, парности суженной дистальной части гипостома вплоть до ротового отверстия, как об этом сообщает Тарджиони Тоцетти, в силу чего жидкая пища от места укола могла бы по медиальной щели дойти до ротового отверстия. Но, как увидим далее, двурасщепления гипостома в действительности нет: гипостом — непарный орган от основания до вершины. Изложение данных лично моего исследования покажет, что работа колющего и сосущего аппарата согласована гораздо лучше, чем это вытекает из данных Тарджиони Тоцетти. Те анатомические детали, о которых впервые упоминает этот автор, существуют действительно, но значение их не то, которое им приписывает автор.

ВЕРХНЕЧЕЛЮСТНОЙ АППАРАТ ПАУТИННОГО КЛЕЩИКА.

Описание челюстного аппарата паутинного клещика начну с верхнечелюстного аппарата, который служит колющим аппаратом, так как в его состав входит пара стилетов. Замечу однако тут же, что верхние челюсти выполнять свое назначение вполне самостоятельно без участия гипостома не могли бы: для эфективности укола необходимо направляющее ложе, а таковым служит верхняя поверхность гипостома. Именно совместно с гипостомом укол листу растения-хозяина наносится с той же точностью, с какой это делается челюстным аппаратом клопа.

Как у большинства паукообразных, верхние челюсти (мандибулы, хелицеры) клещей состоят из двух члеников. У паутинного клещика оба членика как базальный, так и дистальный подверглись значительному изменению, получив специальное назначение; а именно дистальный членик превратился в стилет, колющую щетинку; базальный членик в свою очередь образовал футляр для стилета, из которого выступает лишь конец последнего. При этом основные членики двух хелицер паутинного клещика слились друг с другом — явление, которое давало повод считать этот парный по своему происхождению орган за исконно непарный, за особое образование, названное Клапарэдом «эпистом»; в настоящее время под последним названием принято понимать нечто иное, именно складку осевой части тела, одевающую заднюю половину основного отдела хелицер (рис. 1). Слияние обоих базальных члеников настолько полно, что сросшаяся медиальная стенка на некотором протяжении исчезла, и полости того и другого членика друг с другом сообщаются. Нарушена именно нижнекраевая часть этой медиальной перегородки; таким образом вместо сплошной, разделяющей полости двух хелицер медиальной перегородки сохранился лишь эндоскелетный гребень (рис. 10, VIII—XI, *Sp.*), который на своем протяжении в большей или меньшей степени свешивается вниз, отходя от медиального продольного верхнего шва (рис. 1, *sut*). То отверстие, которым полость основного отдела хелицер сообщается с полостью оси тела, расположено в его задней, прикрытой эпистомом половине на нижней стороне (рис. 3, *ap*). Со сторон это отверстие значительно сужено вдающимися боковыми стенками, своим утолщенным краем направленными к средней линии (рис. 10, XII, XIII). В общем основной отдел хелицер обладает яйцевидной формой (рис. 1, 2, 3, *bmd*), ось его горизонтальна; суженный

конец направлен вперед; дорзовентрально отдел сплющен. Происхождение основного отдела от слияния пары члеников внешне намечается медиальным спинным швом *sut*, которому внутри отдела соответствует складка, образующая неполную перегородку — гребень, о чем упоминалось выше. В задней, более широкой части отдела оба листка складки постепенно расходятся в стороны, так что основной отдел образует две округлые лопасти (рис. 2 и 3, *lp*); именно здесь, где основной отдел распался на две лопасти, его полость сообщается с по-

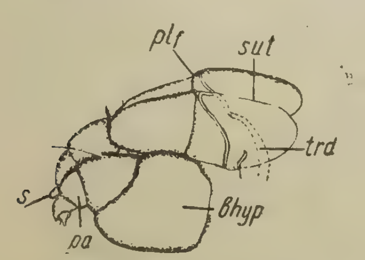


Рис. 1. Вид челюстного аппарата сбоку (слева)
Fig. 1. Seitenansicht des Kieferapparates

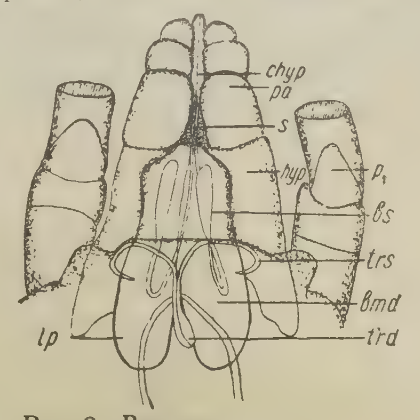


Рис. 2. Вид всего челюстного аппарата сверху
Fig. 2. Kieferapparat von oben gesehen

лостью осевой части тела. При рассмотрении со стороны (рис. 6) основной отдел верхних челюстей очертаниями напоминает кепи или удлиненный череп птицы с приплюснутым теменем и очень выпуклым лбом. Из-под последнего выступает вырост, (рис. 6 и 3, *br—r*), который соответствует по положению верхней половине клюва или козырьку кепи. Этот вырост есть то, что Ганштейн весьма неудачно определяет как «Chitinblättchen von etwa löffelförmiger Gestalt», так как это орган отнюдь не плоский и по форме ничего общего с ложечкой не имеющий. Неудачно и определение этого выроста Клапарэдом, первым видевшим этот вырост: он считает его продолжением нижней поверхности основного отдела («durch eine Verlängerung der Unterseite des Epistoms gebildete Scheide»), однако название влагалища (футляра) щетинок, которое Клапарэд этому выросту дает, вполне подходящее. В действительности вырост представляет трубку, так как помещающаяся в нем часть щетинок окружена его стенкой сверху, снизу и со сторон; однако форма выроста не цилиндрическая: при рассмотрении сверху вырост представляется клиновидным, у конца равномерно суживающимся и выбегающим в острие (рис. 3, *r*), при рассмотрении же со стороны он по всей своей длине более или менее равномерно широк (рис. 4). Нижняя стенка до конца выроста не доходит приблизительно на ⅓ часть длины выроста; таким образом

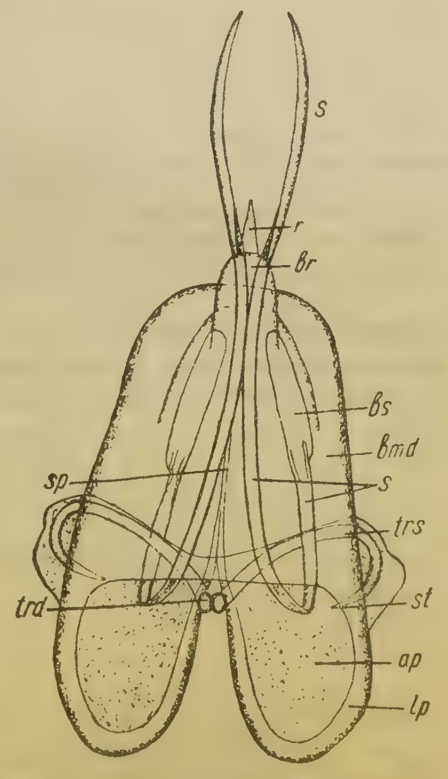


Рис. 3. Вид верхнечелюстного аппарата снизу
Fig. 3. Mandibelapparat von unten gesehen

выступившие из полости выроста щетинки пробегают под дистальным концом выроста. Заметим тут же, что отверстие, через которое выступают щетинки, парное и плотно окружающее щетинки; о залегании щетинок в канале выроста будет сказано в дальнейшем. Нижняя

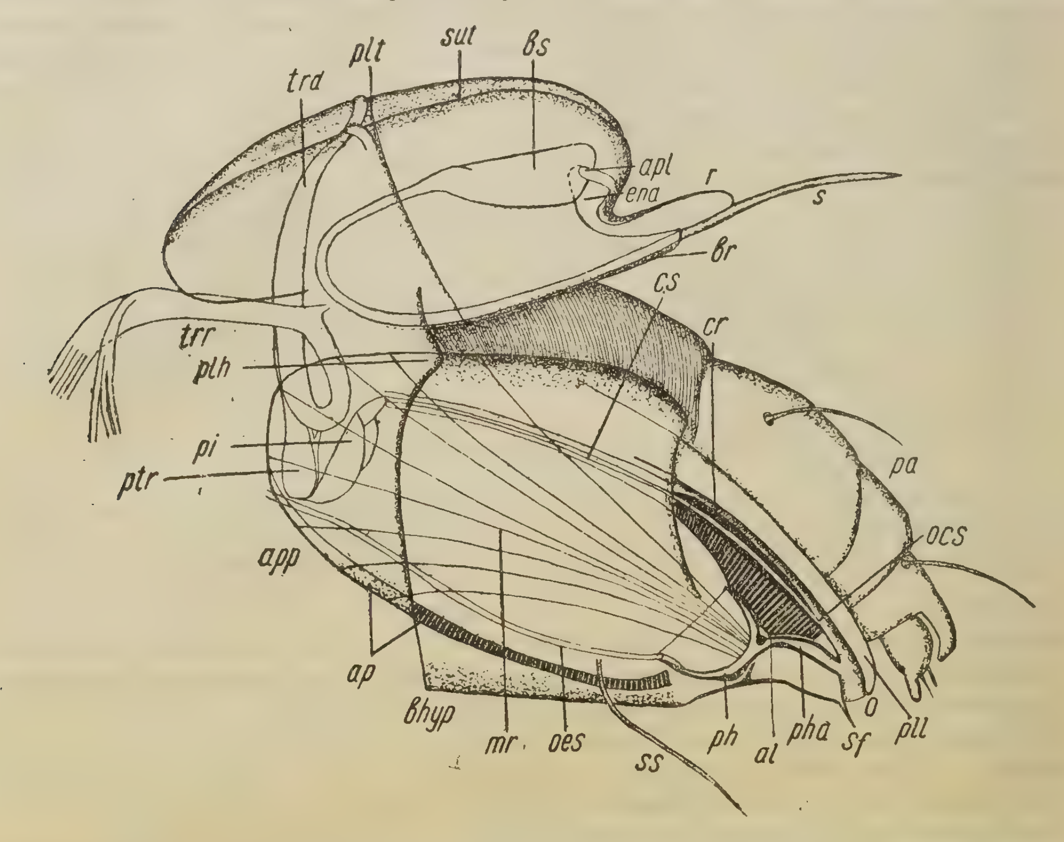


Рис. 4. Вид челюстного аппарата справа; верхнечелюстной аппарат отогнут вверх; правое нижнечелюстное щупальце срезано; передний конический вырост гипостома в продольном медиальном сечении

Fig. 4. Kieferapparat von der Seite. Mandibelapparat ist nach oben abgebogen, rechter Maxillentaster abgeschnitten, der Kegelfortsatz des Hypostoms (recht unten) im medialen Längsschnitte dargestellt

стенка выроста перепончата; ширина ее равномерная (рис. 3 *br*); на конце край ее закруглен. Верхняя часть выроста прочная, покрытая толстым слоем хитина; форма этой части устойчива, что связано с ролью выроста. Утолщенный хитин передней стенки основного отдела и связанный с этой стенкой эндоскелетный аппарат содействуют прочному прикреплению клювовидного выроста.

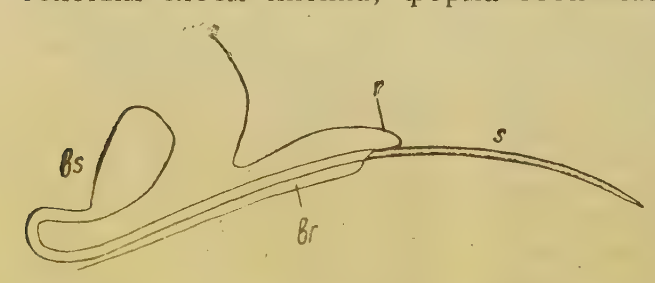


Рис. 5. Положение щетинки при сокращении мышц протракторов щетинки, вид справа

Fig. 5. Lage der Stechborste bei der Kontraktion des Protraktormuskels der Stechborste (Seitenausicht von rechts)

При рассмотрении основного отдела со стороны видно, что в задней половине, прикрытой эпистомом (складкой осевой части тела), высота его приблизительно вдвое меньше, чем в передней половине (сравни поперечные срезы (рис. 10, VI — VIII и XIII). Лишь передняя половина обладает нижней стенкой, которая в средней своей части в отличие от боковых и верхней стенок обладает перепончатым хитином. Эта средняя

часть нижней стенки может изменять свое положение, выпячиваясь и впячиваясь, что особенно, бросается в глаза при сравнении поперечных срезов экзувия [1] и нелиняющей особи (рис. 10, XI и X). Положение нижней стенки у живого клещика несомненно также меняется в связи с тем давлением, которое данная стенка испытывает со стороны помещающихся в основном отделе двух щетинок. Остальной части основного отдела придает прочность не только вообще более толстый наружный хитин, но и эндоскелетный медиальный гребень и служащие ему продолжением в заднем направлении медиальные стенки двух лопастей отдела, а также то краевое

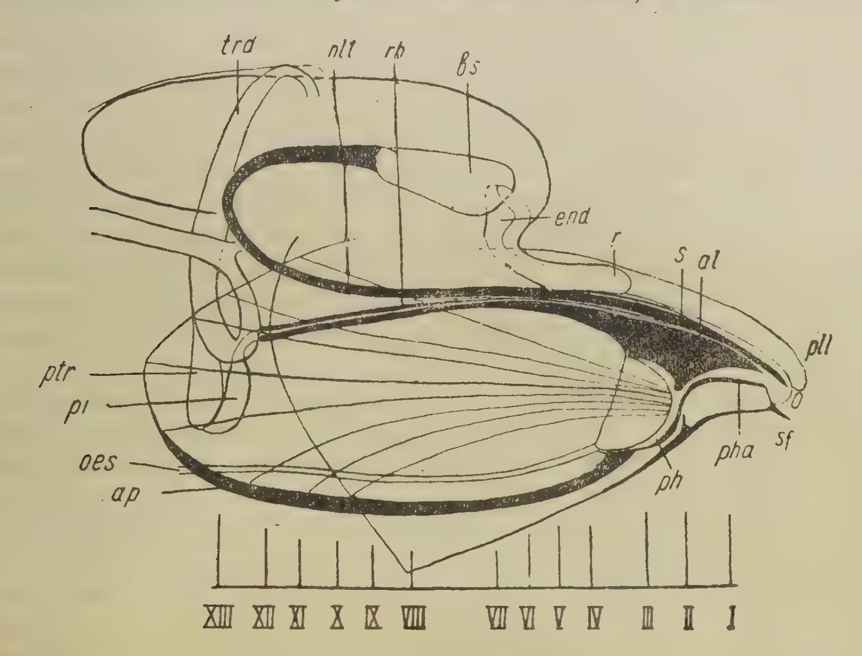


Рис. 6. Схема, изображающая челюстной аппарат при покоящемся состоянии всего верхнечелюстного аппарата

Fig. 6. Kieferapparat im Ruhezustande. I bis XIII entsprechende Querschnitte

утолщение, которое опоясывает отверстие основного отдела, ведущее в полость тела, со стороны и сзади (рис. 3. *lp*).

С передней стенкой основного отдела, как упомянуто, связан эндоскелетный аппарат, с которым в свою очередь соединены обе колющие щетинки; этот аппарат придает движению щетинок определенную правильность. Прежде чем коснуться этого аппарата, опишем щетинки и их положение в основном отделе. Каждая щетинка слагается из двух частей, подвижно соединенных друг с другом: из пластинчатого основания и из тонкой дистальной части — щетинки собственно. Щетинка собственно раз в 5 длиннее основания. Основание щетинки (рис. 3 и 4, *bs*) представляет довольно толстую пластинку с отвесным положением ее обеих поверхностей; пластинка обладает приблизительно формой прямоугольного треугольника, обращенная к верхней поверхности основного отдела гипотенуза которого при покоящемся положении щетинки имеет горизонтальное положение (рис. 4, *bs*). Будучи в остальной своей части плотным органом, пластинка заключает в себе полость у задней своей вершины, переходящей в щетинку собственно; отверстие намечено двумя краевыми утолщениями (рис. 10, VIIII, *bs*). Ближайшая к основанию часть щетинки собственно направлена, как и основание, назад и доходит до того

[1] Заметим, что у экзувия меняется не только положение этой стенки, но и вообще изменяется форма основного отдела.

поперечного сечения основного отдела, где основание верхних челюстей расходится в обе лопасти. Здесь щетинка образует загиб вниз и вперед и на всем остальном протяжении пробегает вдоль перепончатого дна основного отдела верхних челюстей до выходного отверстия на клювообразном выросте. Форма щетинки собственно меняется в различных местах ее протяжения: ближайшая к основанию часть ее цилиндрическая; начиная от изгиба вниз и до вершины поперечное сечение щетинки полулунное (рис. 10, VI—X). На границе, выпуклой и вогнутой поверхностей этой части щетинки имеется по слегка выступающему ребру. Вогнутой своей поверхностью щетинка на всем протяжении от заднего колена и до места выхода из клювообразного выроста обращена вниз; по выходе же из выроста обе щетинки вогнутой стороной обращены друг к другу. Щетинки собственно на всем своем протяжении обладают каналообразной полостью. На протяжении от заднего колена к основанию клювообразного выроста щетинки сближаются и у задней границы последнего сходятся до соприкосновения (рис. 3, *s*); далее вперед они стремятся опять разойтись: будучи освобождены из гипостома, они всегда принимают дугообразное положение выпуклым краем дуги в сторону. Таково их положение однако только тогда, когда они освобождены из гипостома; сохраняя же связь с гипостомом, как увидим, концы щетинок расположены параллельно.

Сущность движения щетинок по настоящее время осталась совершенно невыясненной авторами. Авторы, не находя мышц колющих щетинок, допускали лишь совместное движение щетинок с основным отделом верхнечелюстного аппарата, движение этого основного отдела вперед и назад, и только оно должно было влечь за собой выступание за конец нижнечелюстного аппарата конца щетинок; движения щетинок независимо друг от друга и от основного аппарата не должно было быть. Это представление совершенно неправильно: положение щетинок, как оно изображено на рис. 4 и 5, ясно обнаруживает, что щетинки могут выдвигаться из основного отдела, причем это движение может происходить у каждой щетинки независимо от движения другой. Этот же рисунок (5) показывает, что выступающая часть щетинок может довольно значительно удлиняться. Сущность акта ясна из сопоставления щетинки на данном рисунке и на рис. 4: изменяет свое положение основание щетинки, вращаясь около определенной оси. При сокращении мышцы протрактора горизонтальное положение основания щетинки с опусканием заднего конца основания сменяется косым, которое при сильном сокращении мышцы приближается к отвесному. Эндоскелетный аппарат верхних челюстей, прикрепление к нему основания щетинки, мускулатура последней и изменение в ее положении остались по настоящее время незамеченными исследователями (ср. Тарджиони Тоцетти, стр. 336, Ганштейн, стр. 77); отсюда и предположение, что в конечном счете движение щетинок сводится к движению их футляра — основания верхних челюстей. Рассмотрение срезов обнаруживает наличие собственных мышц у щетинок, тяжи которых прикрепляются к переднему концу основания щетинки сверху (рис. 10, VIII, *mpr*) и тянутся в заднем направлении вплоть до задней стенки основания верхних челюстей, к которой и прикрепляются. Ось вращения основания щетинки расположена поперечно в недалеком расстоянии от переднего конца основания; здесь именно между последними вклинивается эндоскелетный аппарат, отходящий от передней стенки основания верхних челюстей. Т-образное место отхождения намечается на наружной поверхности передней стенки двумя узкими полосками (рис. 10, VI, *str*): поперечной полоской

дугообразной формы, отделяющей выпуклую верхнюю часть поверхности от ниже расположенного корня клювообразного отростка, и медиальной полоской, спускающейся от поперечной полоски вниз. Сопоставление со срезом на рис. 10, VII показывает, что эти полоски в промежутке между основаниями двух щетинок продолжаются в эндоскелетный вырост, имеющий в поперечном разрезе крестообразную форму; отвесная часть эндоскелета продолжается в виде медиальной перегородки и в клювообразный отросток, разобщая здесь обе щетинки; в заднем же направлении эта отвесная часть эндоскелета продолжается в медиальный гребень основания верхних челюстей (ср. рис. 10, VII и VIII). Концы поперечной перекладины эндоскелета непосредственно переходят в основания щетинок. При сокращении мышцы протрактора и опускании заднего конца основания щетинки происходит сгибание в месте соединения основания с щетинкой собственно, так как это место является наиболее слабым у щетинки. Перемещение заднего конца основания щетинки вниз и вперед влечет за собой движение щетинки собственно вперед, причем кривизна у задней части щетинки увеличивается. Давлением на нижнюю стенку основания верхних челюстей щетинки могут вызывать и деформацию, выпячивание нижней стенки. Упругое состояние этой нижней стенки и щетинки возвращает щетинку по ослаблении мышц в первоначальное положение. Та часть щетинки, которая соприкасается с нижней стенкой основания челюстей, движется по строго определенной линии. Причиной этому служит, с одной стороны, форма нижней поверхности этой части щетинки, а с другой — выступающее продольное ребро на внутренней поверхности основания верхних челюстей там, где с ней соприкасается щетинка. Щетинка следует сзади вперед сначала вдоль границы нижней стенки и боковой стенки верхних челюстей (рис. 10, IX и X); именно здесь нижний край боковой стенки, загнутый к средней линии, образует выступающий продольный валик, по которому скользит вдоль щетинка. Для скольжения по валику нижняя поверхность щетинки со своей стороны образует продольный желобок, накрывающий валик. Непосредственно позади места схождения у средней линии друг с другом колющих щетинок кроме валика у боковой границы дна основного отдела движение щетинки уточняет выступ боковой стенки, расположенный над самой щетинкой (рис. 10, VIII): щетинка движется таким образом по углублению у нижней границы боковой стенки. Еще далее вперед на протяжении клювообразного отростка каждая щетинка помещается в особом почти вплотную ее окутывающем канале с частично утолщенными стенками и валиком (рис. 10, VI и VII). Эти два канала представляют не что иное, как впячение внутрь края двух отверстий клювообразного выступа. Задняя дугообразно изогнутая часть щетинки собственно (рис. 10, XII), не соприкасаясь с нижней стенкой, не обладает и приспособлениями для регулировки движения щетинки и поэтому может менять свое положение внутри основного отдела. Поскольку щетинка является первоначально наружной частью, вторично впяченной внутрь основного отдела, она должна лежать в сумке, образованной за счет той части верхних челюстей, которая расположена непосредственно при основании щетинки. И действительно щетинка лежит в основном отделе верхних челюстей не в полости тела, а в специальном мешке, образуемом тончайшей оболочкой (рис. 10, IX—XII, *sh*); эта оболочка плотно охватывает всю петлю, образуемую щетинкой. Сумку щетинки следует себе представить как мешок с двумя отверстиями, причем края одного отверстия сращены с задним концом основания щетинки, а края другого отверстия продолжаются в тот футляр, который охва-

тывает щетинку на протяжении клювообразного выступа. С сумкой связана железа, расположенная позади сумки и между сумкой и медиальной плоскостью основания верхних челюстей (рис. 10, VIII—XIII, *gl*); секрет железы изливается в сумку вдоль верхнего ее края, где железа переходит в стенку сумки. Наличие сумки легко обнаружить на срезах через экзувий (рис. 10, XI, *sb*). Следует заметить, что у экзувия органы могут быть значительно смещены и деформированы, как показывает хотя бы сравнение рис. 10, X с рис. 10, XI, где нижняя стенка основания верхних челюстей впячена и связь сумки с нижним коленом щетинки неясна.

НИЖНЕЧЕЛЮСТНОЙ АППАРАТ

Подобно верхним челюстям и вторая пара конечностей, соответствующая педипальпам других паукообразных, через слияние своих базальных члеников превратилась в непарный орган, несущий парное четырехчленистое щупальце впереди по сторонам. Непарный основной отдел есть характерный для клещей гипостом. При рассмотрении сверху или снизу гипостом представляется четырехугольником, причем две его стороны, занимающие боковое положение, приблизительно вдвое короче двух других сторон, занимающих поперечное положение; и толщина гипостома вдвое меньше ширины. Впереди посредине гипостом дополняется коротким и широким коническим отростком, загнутым вниз на своей вершине и ограниченным со сторон парой щупалец, сочлененных с передним краем гипостома сбоку (рис. 7 и 8, *pa*). От основания гипостома по бокам отходит пара направленных назад коротких закругленных отростков *app*, составляющих продолжение боковой поверхности гипостома. Подобно задним лопастям основного отдела верхних челюстей они служат для прикрепления важнейшей мускулатуры нижнечелюстного аппарата, именно мышц глотки. Лопасти прикрыты снаружи складкой, с внутренним листком которой они образуют по боковому карману, своим дном обращенному назад, отверстием вперед; лопасть является таким образом эндоскелетной.

Гипостом образует на поверхности и содержит внутри себя три аппарата, тесно связанных с пищепринятием: 1) аппарат, направляющий щетинки во время их движения; 2) аппарат, проводящий пищеварительный секрет; он заключает в себе и часть слюнных желез; 3) бóльшую часть передней кишки, а именно глотку с сосущим аппаратом и пищевод. Что касается двух щупалец, то они в основном имеют отношение к другой функции, к выделению паутинной нити и к прядению.

Подробное рассмотрение нижнечелюстного аппарата я начну с верхней поверхности гипостома, форма которой тесно связана с движениями верхнечелюстного аппарата: поверхность гипостома направляет эти движения. В общем форма верхней поверхности гипостома желобообразная, причем этот желобок, служащий ложем для основного отдела верхних челюстей и колющих щетинок, суживается от основания к вершине гипостома (рис. 7). У заднего края гипостома желобок широк и обладает полого спускающимися ко дну боками; дно образует довольно узкую плоскую полоску по середине (рис. 7 и рис. 10, X). Несколько далее вперед выступающие боковые части гипостома круче спускаются ко дну; на скатах желобка появляется по уступу (рис. 10, VI—VIII); дно продолжает сохранять вид плоской ленты. Вблизи места причленения к гипостому двух щупалец форма желобка резко меняется: на месте плоского дна появляется продольный гребень (рис. 7 и рис. 10, III и IV *cr*). Продолжением боковых

выступов служат основные членики щупалец. Однако последние уже не ограничивают желобка со сторон; это берет на себя указанный уступ на скате, который все более и более обособляется и разрастается в складку; эта складка на протяжении конического выроста гипостома сходится со складкой другой стороны по средней линии

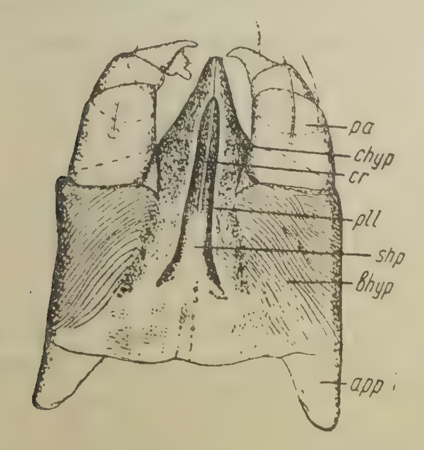


Рис. 7. Вид нижнечелюстного аппарата сверху
Fig. 7. Hypostom von oben

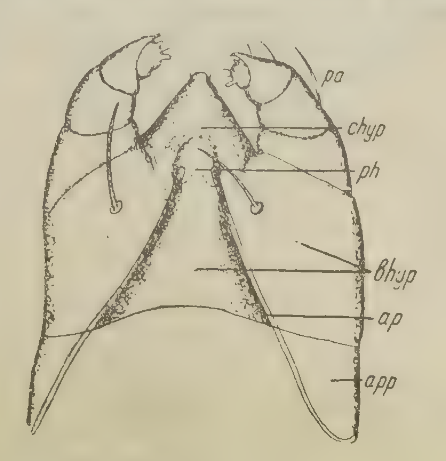


Рис. 8. Вид нижнечелюстного аппарата снизу
Fig. 8. Hypostom von unten

и накрывает медиальный гребень, с ним однако не сливаясь (рис. 7 и рис. 10, III, IV, *pll*). Обе боковые складки доходят до свободного конца гипостома, медиальный же гребень, достигнув наибольшего развития в высоту соответственно середине протяжения первого членика щупальца, к концу гипостома вновь снижается и оканчивается у глоточного отверстия, прикрытого концом боковых складок (рис. 10, III, *cr*).

Из сопоставления нижней поверхности основного отдела верхних челюстей с верхней поверхностью гипостома видно, что основной отдел верхних челюстей может занять место лишь в желобке широкой части гипостома, вдаваясь своим клювообразным выростом в основание его конического выроста; продвинуться далее вперед основному отделу мешает смыкание двух боковых складок и наличие медиального гребня. Проникнуть далее вперед могут только колющие щетинки, причем щетинки залегают под боковыми складками по сторонам медиального гребня (рис. 10, III—IV, *s*) Таким образом движение щетинок направляется гребнем и щелевидными каналами по сторонам от него. Роль клювообразного выроста ясна из его формы: перед работой щетинок он дает прочную установку всему верхнечелюстному аппарату: его клиновидная форма позволяет ему вдвинуться в щель между двумя складками, а нижний вырез на конце позволяет ему надвинуться на крайний задний конец гребня, образовав с ним как бы одно целое. Ясно и значение углубления между уступами в задней части желобка: сюда очевидно поступает выдающееся дно основания верхних челюстей при давлении на него колющих щетинок, когда сокращаются протракторы последних. Некоторые соображения о движении щетинок выскажем позже.

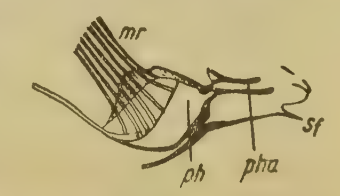


Рис 9. Глотка сбоку при сокращении ретрактора насосика
Fig. 9. Seitenansicht des Pharynx beim teilweisen Kontraktionszustande des Retraktormuskels

Передняя кишка паутинного клещика чрезвычайно тонкая трубочка, трудно прослеживаемая даже на поперечных срезах; весьма

слабо изогнутой дугой она пробегает вдоль нижней стенки гипостома, в его толще. За пределами гипостома передняя кишка, оставаясь такой же тонкой, направляется косо вверх и назад и прободает центральную нервную массу, позади которой она впадает в среднюю кишку. Лишь в одном месте передняя кишка образует расширение, именно в основании конического выроста гипостома (рис. 8, *ph*). Это расширение было Тарджиони Тоцетти ошибочно принято за ротовое

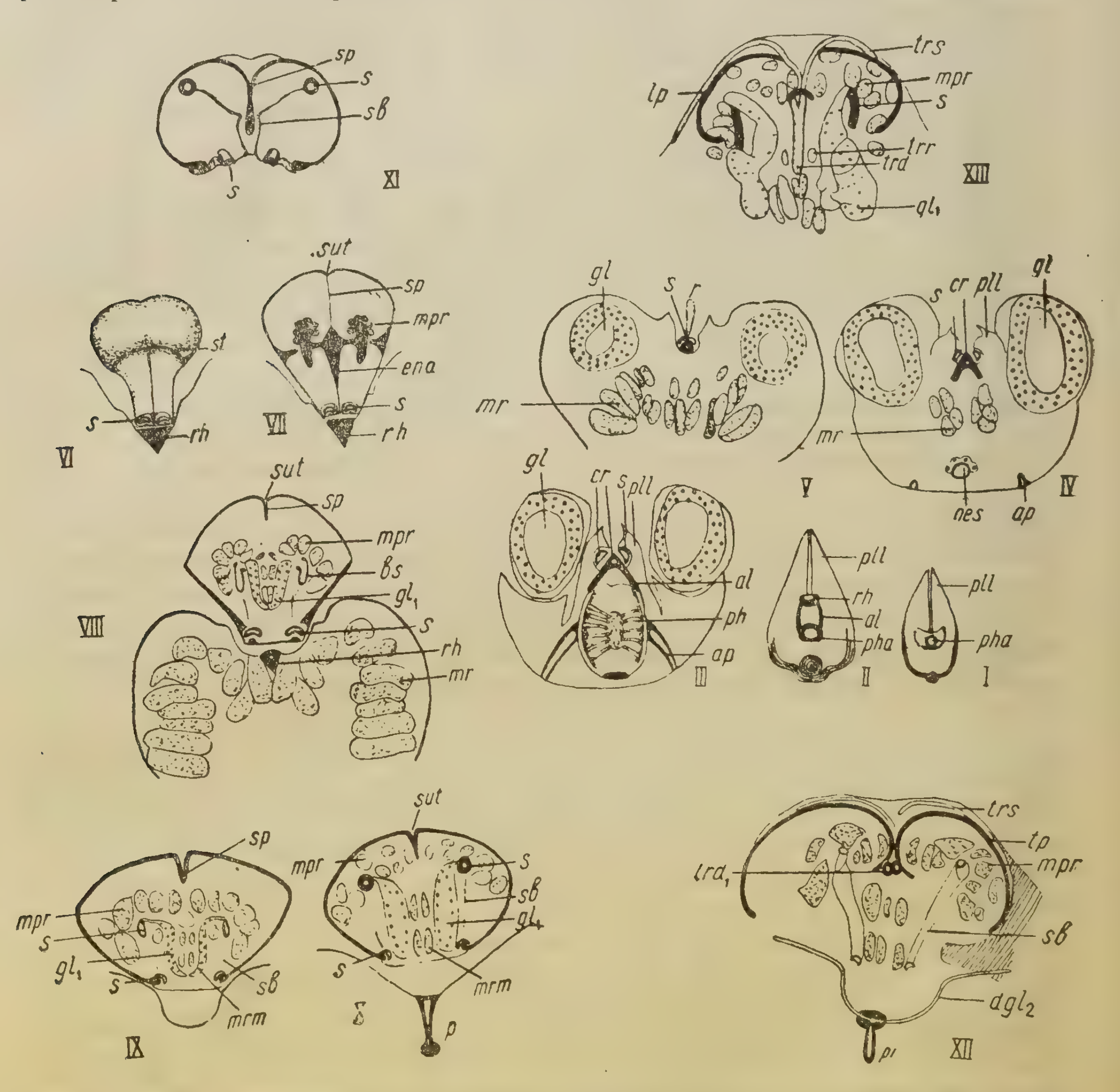


Рис. 10, I—XIII. Поперечные срезы через челюстной аппарат; на рис. VI—XIII нижнечелюстной аппарат изображен лишь частично (рис. XI и XII взяты из других серий), рис. XI изображает поперечный срез экзувия. Положение поперечных срезов указано на рис. 6 соответствующими номеру рисунка среза числами.

Fig. 10, I—XIII. Querschnitte durch den Kieferapparat. Die Lage der Schnitte entspricht den Nummern I—XIII der Textfigur 6

отверстие, в действительности же — это центральная часть сосущего аппарата, глотки. По форме своей этот отдел представляет приблизительно полусферический слой с двойной стенкой, своей выпуклой поверхностью обращенный вперед к вершине конического выроста гипостома; вогнутостью назад (рис. 4, *ph*). По краю полусферы обе стенки, наружная и внутренняя, переходят друг в друга. От нижнего края, по средней линии от глотки отходит назад тонкая трубочка — пищевод (*oes*), путь которого к средней кишке выше описан. В отличие от весьма нежной выстилки хитина у пищевода полусфериче-

ский отдел глотки обладает ясным, относительно толстым слоем хитина. Лишь на верхней стороне полусферы ее передний слой, образующий наружную стенку, обладает довольно широкой полоской тонкого хитина (рис. 10, III, *ph*). От середины этой стенки вперед отходит узкая передняя часть глотки (рис. 4 *ph*), также обладающая относительно толстой хитиновой выстилкой. В обратном направлении, т. е. назад от центра вогнутой поверхности глотки, отходит тяж, по поверхности которого вдоль пробегают тонкие волоконца (рис. 10, III), распространяющиеся на вогнутую поверхность глотки и доходящие до ее края. От тяжа отходит мощная мышца в заднем направлении, которая в дальнейшем распадается на парный боковой и на непарный медиальный тяж; парный боковой тяж своим задним концом прикрепляется к заднему эндоскелетному выросту гипостома (рис. 4, *mr*), медиальный же — к особому скелетному образованию (рис. 4, *pi* и рис. 10, X, и XII, *pi*), связующему задний конец дна желобка на верхней поверхности гипостома с трахейной системой; свои предположения о роли этой медиальной мышцы я выскажу позже. Парная мышца глотки отличается как своей длиной, так и толщиной и должна служить очень мощным аппаратом, оттягивающим заднюю стенку глотки назад. Такой мощный всасывающий аппарат должен вызывать весьма сильный ток пищи через узкий передний отдел глотки в ее расширенный задний отдел.

У заднего конца узкого отдела глотки имеется два следующих друг за другом утолщения, очевидно играющих роль замыкающего аппарата, препятствующего обратному оттоку пищи из широкой части глотки в узкую. Заднее утолщение лежит в точности на границе узкого и широкого отдела глотки (рис. 4). Непосредственно впереди заднего утолщения лежит переднее, в которое заднее должно упираться при давлении пищи сзади, что должно происходить при ослаблении мышц глотки. Роль тонкостенного верхнего участка передней стенки очевидно связана с замыканием выходного отверстия: в момент ослабления мышц глотки и повышения давления в широком отделе глотки этот участок стенки должен уступать давлению пищи и образовать выступающую часть стенки глотки; это предположение подтверждается одной анатомической особенностью, именно наличием особого синуса как раз над тонкостенным участком, что будет пояснено ниже. Передний узкий отдел глотки непосредственно у вершины гипостома открывается в канал, в котором заключены и движутся колющие щетинки (рис. 4, *o*). Таким образом канал, по которому поступает пища, и канал, по которому движутся щетинки, сходятся у вершины гипостома; следовательно те представления о функции колющего и сосущего аппарата, которые мы себе составили на основании данных Тарджиони Тоцетти, ошибочны.

Из сопоставления описания Тарджиони Тоцетти с моим описанием нетрудно видеть, что пластина, прикрывающая согласно сообщению этого автора «ротовое отверстие», в действительности не что иное, как стенка глотки. С этой «пластиной» по Тарджиони Тоцетти стоят в соединении две аподемы, отходящие назад к задним углам гипостома. Эти аподемы в виде утолщений на внутренней поверхности наружного хитина действительно существуют (рис. 7 и рис. 10, III, IV, *ap*). Как показывает ближайшее рассмотрение, они упираются небольшим передним расширением в боковые стенки глотки и таким образом служат для последней опорным сооружением, препятствующим смещению глотки назад при сокращении глоточных мышц. Такой же фиксирующий положение передней стенки глотки аппарат имеется и над глоткой. Этот аппарат стоит в тесной связи с протоком

слюнных желез и с ложем колющих щетинок, к описанию чего мы и переходим.

Система секреторных органов передней кишки, выделяющий слюну аппарат, является третьей системой органов, связанных с гипостомом. Огромные железистые клетки с большим ядром и шариками секрета в петлях сети плазмы залегают в толще основания гипостома на всем его протяжении, а также непосредственно позади челюстного аппарата и впереди центральной нервной системы. Главные части системы протоков слюнной железы заложены в верхней стенке гипостома, а именно имеется непарный продольный проток (рис. 10, III—VIII) (внутри *rh*) относительно более широкого диаметра, расположенный по средней линии и тянущийся от заднего края верхней стенки гипостома до начала передней кишки, непосредственно за глоточным отверстием которой и расположено отверстие данного выносящего протока слюнной железы (рис. 4, *ocs*). Необходимо отметить, что непарный медиальный проток, а равно и два в него впадающие поперечные протока не обособлены от наружного покрова, а пробегают в его толще; самый хитин у непарного медиального протока значительно утолщен. Утолщение стенки медиального протока для самого протока очевидно особенно существенного значения не имеет; толстый хитиновый стержень *rh*, в котором пробегает проток, мы могли бы сопоставить с позвоночником, основное значение которого заключается не в защите спинного мозга, а в образовании осевого скелета с механической ролью. Хитиновый стержень, как мы увидим, играет роль скелетной оси в движении частей челюстного аппарата. Задняя половина протока залегает в дне желобка (рис. 10, VI—VIII), по которому скользят при движении колющие щетинки, передняя же половина залегает в толще медиального гребня (рис. 10, III—V), отделяющего каналы двух щетинок друг от друга. Задний конец медиального протока образует небольшое расширение, в которое впадает парный поперечный проток, XII, dgl_2), намечающий заднюю границу верхней поверхности гипостома и следовательно также пробегающий в толще хитина наружного покрова. В эти поперечные протоки и впадают тонкие протоки, выносящие секрет из групп железистых клеток.

Состоя из толстого хитина, дно желобка и гребень играют роль того ведущего ложа, по которому движутся продольно щетинки и основной отдел верхнечелюстного аппарата. Хитиновый медиальный стержень играет еще одну немаловажную роль: в области глотки, как ее расширенного заднего отдела, так и узкого переднего, стержень отсылает вниз и несколько в сторону два эндоскелетных крыла (рис. 4 и 6, рис. 10, III, IV *al*). В области широкого заднего отдела глотки крылья своим краем упираются в верхний край утолщенной передней стенки насосика, с ним срастаясь; таким образом тонкостенный верхний участок передней стенки насосика граничит с тоннелевидным синусом, образуемым обоими крыльями (рис. 10, III). Непосредственно позади глоточного отверстия, на поперечнике отверстия слюнного протока, крылья сходятся к средней линии, охватывая узкую часть глотки (рис. 10, II). Таким образом эндоскелетная часть стержня фиксирует положение глотки, в чем ей содействуют продольные аподемы нижней стенки гипостома.

То, что мной изложено в предыдущем и основано на данных моих исследований, как мы видим, резко расходится с толкованием Тарджиони Тоцетти: место выхода колющих щетинок и глоточное отверстие не разобщены, они расположены на конце гипостома. Общая картина строения конца гипостома такова: до самой вершины гипостома по верхней его стороне пробегают две складки, названные

в предыдущем боковыми (рис. 4, 6, 7, *pll*), накрывающие у самой вершины гипостома щелевидный канал *o*, через который выдвигаются наружу концы двух щетинок, примкнутые друг к другу. На дне этого щелевидного канала непосредственно друг за другом расположено глоточное отверстие и отверстие слюнного протока. За отверстием слюнного протока расположен передний конец гребня, который непарный щелевидный канал превращает в парный, создавая для каждой щетинки особый канал. Таким образом с внешним миром непосредственно соприкасаются только щетинки, выступая на вершине из-под двух складок; на всем протяжении гипостома движение двух щетинок строго определено, поскольку боковые складки плотно прижимают щетинки к медиальному гребню, а далее друг к другу; обе щетинки действуют как одна, пробивая следовательно в листе одно отверстие. Измеряя у разведенного верхне- и нижнечелюстного аппарата длину щетинок и гипостома, нетрудно выяснить, что конец щетинок, когда они в состоянии покоя, приходится в точности у вершины гипостома; следовательно сокращение мускулатуры щетинок и сгибание последних влечет за собой немедленное выступание щетинок наружу. Выступание щетинок может происходить как одновременно, так и неодновременно, быть может в последнем случае чередуясь. Имеются определенные указания на то, что, выступая из гипостома, щетинка тотчас же погружается в лист. На это указывает наличие пары придатков наружного хитина в виде щетинок; на нижней поверхности гипостома имеется две пары щетинок: 1) пара длинных осязательных щетинок на нижней поверхности гипостома (рис. 4 и 8, *ss*), конец которых должен притти в соприкосновение с предметом немногим ранее конца гипостома, так как лишь немного заходит за него; 2) пара совсем коротких твердых щетинок под самой вершиной гипостома (рис. 4, 6 и 8, *sf*), с помощью которых фиксируется положение гипостома при сосании: при упоре этих щетинок в поверхность листа одновременно в последнюю упирается и конец гипостома; такое положение очевидно особенно важно в момент прокола листа; только в момент выхода из гипостома отдельная щетинка в состоянии нанести укол листу, длинный же выходящий конец ее будет неминуемо гнуться. В толще же листа отдельная щетинка получит косое направление, что видно из той дугообразной формы, которую она принимает (рис. 3, *s*), когда верхнечелюстной аппарат освобожден из гипостома. Отсюда становится понятным и характер разрушения, производимого клещиком в толще листа: мякоть листа, листовая паренхима, палисадная ткань и эпидермис оказываются превращенными в кашу, разрушенными не на ограниченном участке, а на относительно значительном, причем особенно показательно разрушение палисадной ткани. С разрушением клеточной ткани листа становится возможным свободный выход через место укола большого количества сока листа вместе с хлорофильными зернами, а вместе с тем и непосредственное поступление в начальную часть канала с щетинками, что в дальнейшем усугубляется актом всасывания сока глоткой. Как увидим из дальнейшего, с актом сосания во времени должно совпадать и выделение слюны. Возможно, что известную роль в переводе сока в канал гипостома с щетинками играют роль эти последние, будучи введены в листовую ткань одновременно, чем создается тончайшая капилярная трубочка; однако поступление в глотку и далее в среднюю кишку огромного количества хлорофильных зерен говорит за очень бурное, мощное высасывание листа, за непосредственное высасывание сока из листа работой глотки; клещик очевидно сосет не с поверхности листа выступивший сок, а берет его прямо из недр листа. Все выяс-

ненное дает нам и ответ на наш основной вопрос о применимости или неприменимости кишечного яда в борьбе с клещиком: применение кишечных ядов в борьбе с клещиком следует отвергнуть.

СВЯЗЬ ВЕРХНЕЧЕЛЮСТНОГО АППАРАТА С НИЖНЕЧЕЛЮСТНЫМ

Верхне- и нижнечелюстной аппараты не соединены друг с другом неподвижно, а именно верхнечелюстной аппарат может перемещаться относительно гипостома, двигаясь вперед и назад. Движение вперед и назад вызывается сокращением мышц, из которых мышца ретрактор помещается в основном отделе верхних челюстей, а мышца протрактор — в гипостоме; как та, так и другая мышцы, непарны и расположены медиально. Движение верхних челюстей назад сопряжено с образованием складки покрова на тыльной и боковых поверхностях основания верхних челюстей. Такая складка покрывает заднюю область основания верхних челюстей и в том случае, когда верхнечелюстной аппарат занимает свое крайнее положение впереди. При крайнем же заднем своем положении основание верхних челюстей почти вполне прикрыто данной складкой как капюшоном. Эта складка—эпистом Ганштейна — является уже частью оси тела, именно переднекраевой частью спинного покрова. Будучи ясно выражена на спинной и боковых поверхностях и прикрывая собой обе задние лопасти основания верхних челюстей, она сходит на-нет (рис. 4, *plt*) на брюшной стороне последних. От боковой поверхности этой складки отходит вниз к боковой поверхности гипостома парная складка (рис. 4, *plh*).

Пара нежных боковых складок не дает прочного соединения верхне- и нижнечелюстного аппарата и правильного движения первому из них; прочность соединения и правильность движения достигаются системой эндоскелетных образований, в которых участвует и часть трахейной системы, именно та часть, которая, спускаясь от внутреннего угла между основанием двух задних лопастей верхнечелюстного аппарата, своим нижним концом располагается позади гипостома (рис. 4 и 6, *trd*). С задней поверхностью нисходящего ствола трахейной системы сращено эндоскелетное образование, под нижним концом трахейного ствола получающее особое развитие (рис. 4 и 6, *ptr*). Вершина этого сросшегося с трахейным стволом эндоскелетного образования подвижно связана с другим эндоскелетным элементом ладьевидной формы; другой конец этого эндоскелетного элемента *pi* подвижно связан с задним концом продольного стержня, заключающего в себе главный проток слюнного аппарата. Надо полагать, что ладьевидный элемент является эндоскелетным продолжением осевого стержня, которое вошло в связь с трахейной системой. В движениях этой эндоскелетной системы осью является место соединения осевого стержня гипостома с ладьевидным элементом. Из рассмотрения рис. 6 выясняется, что при движении верхнечелюстного аппарата, направляемом данной системой непарных элементов вперед, нижняя поверхность основания верхних челюстей будет все плотнее прижиматься к желобку на верхней поверхности гипостома, что в свою очередь отразится и на положении колющих щетинок. Продвижение всего верхнечелюстного аппарата вперед вызывается сокращением мышцы, соединяющей ладьевидный эндоскелетный элемент с внутренней поверхностью глоточного насоса. Отсюда можно заключить, что акт сосания начинается с продвижением вперед верхнечелюстного аппарата. Однако движение ладьевидного элемента, поскольку он связан с расширенным концом главного протока слюнной железы, должно сказаться и на выделении слюны; таким образом с актом сосания совпадает и выделение слюны,

и первая порция выделяемой слюны должна поступить непосредственно в глотку, а с нанесением укола и сокращением боковых групп глоточных мышц начинает поступать и пища.

Итак, резюмируя результаты всего изложенного о строении челюстного аппарата паутинного клещика, мы скажем, что самая тесная связь как в строении, так и в отправлении колющего и сосущего аппарата клещика говорит о том, что сосание производится непосредственно через нанесенную щетинками ранку, а не с поверхности листа, что в связи с таким актом сосания борьба с паутинным клещиком кишечными ядами бесполезна, что она своей цели не достигает. На очереди второй вопрос: возможна ли борьба дыхательными ядами?

СТРОЕНИЕ ТРАХЕЙНОЙ СИСТЕМЫ

Мои данные о строении трахейной системы у паутинного клещика значительно расходятся с данными других авторов. Клапарэд, впервые исследовавший эту систему, указывает на наличие всего одной стигмы, расположенной на спинной поверхности недалеко от переднего края тела. Согласно Клапарэду от стигмы отходят две пары главных стволов, из которых передняя снабжает челюстной аппарат, задняя же, пробегая до заднего конца тела, отсылает ветви в ножки. Ганштейн вносит некоторое изменение в описание Клапарэда: он выяснил, что от стигмы, которая расположена не на поверхности, а прикрыта эпистомом, отходит не пара трахей, направленных назад, а один ствол, направленный вниз, который на нижнем конце ветвится на две ветви, пробегающие к заднему концу. Ганштейн отмечает и то, что пара передних трахей, упомянутых Клапарэдом, заложена в складке, прикрывающей основание верхних челюстей, т. е. в эпистоме, и дает описание расположения этой трахеи. Все авторы обозначают на своих рисунках стигму там, где по средней линии сходятся обе задние лопасти основания верхних челюстей (ср. мой рис. 3, *trd*); мои срезы и плоскостные препараты выясняют, что здесь стигмы в действительности нет. Они выясняют далее, что описанный Ганштейном нисходящий трахейный ствол по своему строению парный, обладая парным каналом; между лопастями основания верхних челюстей мы на поперечном разрезе через нисходящий ствол получаем картину, изображенную на рис. 10, XII, *trd*—на медиальной стороне две трахеи сращены друг с другом, причем общий контур среза ясно указывает на срастание пары трахей. Ниже, под уровнем лопастей верхних челюстей, контур на поперечном срезе нисходящего ствола является кругом, однако тонкая медиальная перегородка выясняет парность строения и происхождения ствола. Там, где трахейный ствол переходит в приросший к нему снизу эндоскелет, он опять наружно раздваивается, образуя с правой и с левой сторон по петле (рис. 4 *trr*), которая, изгибаясь кольцом вперед, затем вверх и наконец назад, в скором времени образует кисть мельчайших капиляров, распространяющихся по телу. Та пара «передних» трахей (рис. 1, 2, 3 и рис. 10, XIII, *trs*), которая залегает в эпистоме Ганштейна, в действительности представляет не пару самостоятельно от стигм отходящих стволов, а прямое продолжение двух трахей нисходящего ствола. Эти две трахеи по сравнению с соответствующими трахеями нисходящего ствола значительно более тонкие направляются вдоль переднего края эпистома в стороны и здесь, описав небольшую дугу, выбегают в утончающийся конец, который соединен с внешним хитином. Именно это место соединения следует очевидно считать началом трахейной системы, тем именно ме-

стом, где должны бы находиться стигмы, которые однако замкнуты. Отметим, что трахеи нисходящего ствола в связи с их новой механической функцией (см. выше, стр. 652) отличаются необычайной толщиной своего слоя хитина.

Таким образом трахейная система паутинного клещика парна на всем протяжении, функционирующие стигмы у нее отсутствуют или минимальны. Это заставляет нас считать и дыхательные яды, рассчитанные на проникновение в организм через тонкостенные трахеи, неприменимыми или применимыми в той же мере, как и яды, действующие на покровы, как контактные яды. В борьбе с паутинным клещиком следует остановиться на применении именно контактных ядов.

DIE MUNDWERKZEUGE DES TETRANYCHUS TELARIUS (L.) UND DEREN FUNKTION IN BEZIEHUNG ZUR CHEMISCHEN BEKÄMPFUNG DES LETZEREN

E. Becker

Zusammenfassung

Der stechendsaugende Apparat der Spinnmilbe Tetranychus telarius bildet funktionell ein einheitliches Ganzes: der Stechakt, die Speichelsekretion und der Saugakt sind zeitlich und örtlich eng miteinander verbunden.

Der Stich wird durch die mandibularen Stechborsten (Fig. 3, 4,6, *S*) ausgeführt. Diese Stechborsten werden durch das Paar distaler Glieder des Mandibelapparates repräsentiert. Die Stechbewegungen werden teilweise durch den gesamten Mandibelapparat ausgeführt, was durch die Kontraktion des medial im Hypostom befindlichen Muskelstranges ermöglicht wird. Dieser Muskelstrang heftet sich mit seinem Vorderende an die hintere bewegliche Pharynxwand, mit seinem Hinterende an das endoskeletale Zwischenelement (Fig. 4 und 6, *pi*) an. Letzteres ist mtt dem Hinterende des den Grund der leitenden Rinne bildenden Chitinstabes (Fig. 6, *rh*), der den unpaaren Speichelgang (Fig. 4, *cs*) in sich schliesst, und mit dem herabsteigenden Tracheenstamm (Fig. 4 und 6 *trd*, *ptr*) verbunden. Der Tracheenstamm nimmt folglich Anteil an dem Endoskeletsysteme, welches den unpaaren basalen Teil des Mandibelapparates (durch die Verschmelzung der Grundglieder der Mandibeln entstanden) in Bewegung setzt. Der unpaare basale Teil bildet das Futteral für das Paar Stechborsten, deren Bewegung durch Kontraktion spezieller Protraktormuskeln (Fig. 10, VII—XIII, *mpr*) hervorgerufen und durch gewisse Anpassungen in Form von Rinnen, Falten und einem Kamme innerhalb sowie ausserhalb des Futterals reguliert wird. Ausserhalb des Futterals befinden sich diese Anpassungen auf der Oberseite des Hypostoms (Fig. 10, III—IV, *cr*, *pll*). Die Austrittsöffnung der Stechborsten am Ende des Hypostoms dient gleichzeitig als Saugestelle: hier trifft die leitende Rinne der Stechborsten mit dem Ende des Vorderdarms zusammen (Fig 6,*O*.)

Der Saugakt erfolgt mit Hilfe des hinteren halbsphärischen Pharynxteiles, an dessen hinterer Wand sich der Retractormuskel anheftet, der in einen unpaaren sich mit dem endoskeletalen Zwischenelement verbindenden und einen paarigen sich an die hintere Seitenfortsätze der Hypostoms (Fig. 7—8 *app*) anheftenden Muskelstrang (Fig. 4, 6 *mr*) zerfällt. Targioni Tozzetti verwechselte den Pharynx mit der Mundöffnung.

Der unpaare Speichelgang (Fig. 4, *cs-oes*) öffnet sich auch am Ende des Hypostoms, an der Stelle, wo die Stechborsten mit dem Vorderdarm zusammenhängen. Aus der Verbindnng des Stechapparates mit dem Vorderdarmende und aus dem Zusammenhang des Stech- und Saugaktes ist zu folgern, dass die Nahrung unmittelbar aus dem Blatte durch die Stichöffnung gesogen wird.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XIV 1935 г. ВЫП. 4

К ПОЗНАНИЮ ИЗМЕНЧИВОСТИ МЕДОНОСНОЙ ПЧЕЛЫ.
II. СРАВНИТЕЛЬНАЯ БИОМЕТРИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПОЛОВЫХ ПРИДАТКОВ ТРУТНЕЙ РАЗЛИЧНЫХ ФОРМ МЕДОНОСНОЙ ПЧЕЛЫ APIS MELLIFERA

Ф. А. Лаврехин

Из лаборатории экологии и полезных беспозвоночных Института зоологии МГУ

За последние годы появилось довольно много работ по биометрическому исследованию расовой изменчивости медоносной пчелы Apis mellifera (Хохлов, 1916, Михайлов, 1931, Алпатов, 1924—1933).

Названные авторы изучали целый ряд признаков, как-то: длину хоботка, ширину тергитов и стернитов, длину ножек, крыльев, количество зацепок и окраску, причем все эти исследования проводились почти исключительно на рабочей пчеле.

Как указывает Алпатов (1933), для более полного выяснения вопроса о расовой изменчивости пчел является весьма важным продолжение подобного рода исследований не только на рабочей пчеле, но и на трутнях и матках.

Наше исследование имеет целью проследить изменчивость форм р. Apis на трутнях. Для исследования взяты промеры на наружных половых придатках трутня. Эти признаки взяты из тех соображений, что в современной систематике насекомых половые придатки имеют большое значение.

На девятой нижней пластинке брюшка трутня лежат два придатка, каждый из которых состоит из двух хитиновых пластинок (рис. 1-

Дистальная медиально лежащая пластинка (m_2) приблизительно треугольной формы по величине значительно больше другой проксимальной и слабо хитинизирована. Она прикрывает среднюю часть полового отверстия трутня. Эту медиальную пару немецкие авторы — Михаелис, Цандер (Michaelis, Zander, 1900) — называют покровными пластинками — Deckplatten. В основании покровных пластинок расположена вторая пара пластинок, меньшая по величине, но сильнее хитинизированная. Она ограничивает половое отверстие трутня с боков. Только что упомянутые авторы дают этой паре название покровных чешуек (Deckschuppen).

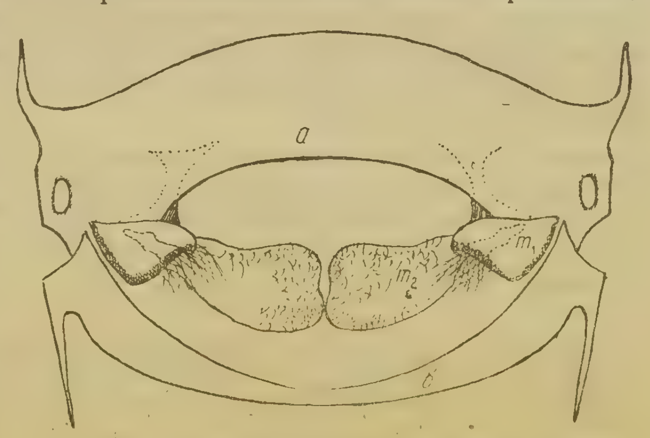


Рис. 1. Наружные половые придатки трутня. *a*—8-й тергит; *b*—8-й стернит; m_1 — покровная чешуйка, m_2— покровная пластинка
Fig. 1. External sex organs of a drone

В качестве материала были взяты трутни следующих групп пчел.

1. Apis mellifera mellifera L. — из Тулы — 61 экземпляр.
2. Apis mellifera caucasica mingrelica Scor. — из Тверского питомника маток — 20 экземпляров
3. Apis mellifera ligustica Spin. (итальянка) — с Тульской опытной станции — 47 экземпляров.
4. Apis mellifera unicolor Latr. — из Южной Африки — 15 экземпляров.
5. Apis indica japonica Radosch. — от доктора Токуда из Японии — 3 экземпляра.

Для первых четырех групп пчел трутни брались от многих семей с тем, чтобы сгладить семейную изменчивость в пределах расы и выявить расовые отличия.

Техника обработки материала была очень проста: отчлененное от груди брюшко проваривалось около 10—15 минут в 10% едком кали. Затем под бинокуляром осторожно отчленялись названные выше пластинки, расправлялись и заключались в глицерин-желатину. Промеры производились при помощи окуляр-микрометра в окуляре 2, при объективе Лейтц 3. Одно деление микрометра равнялось 17,37 микрона.

Измерялись признаки, указанные на рис. 2.

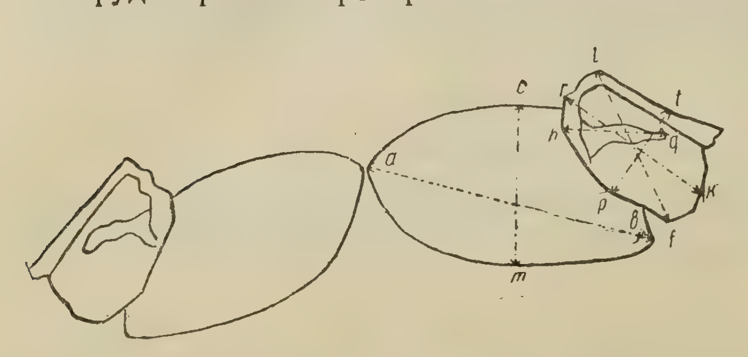


Рис. 2. Схема промеров. $a - b$ — длина покровной пластинки; $c - m$ — ширина покровной пластинки

r—k — длина покровной чешуйки.
l—f — » » » по диагонали.
p—t — ширина покровной чешуйки,
n—g — длина отростка покровной пластинки.
Fig. 2. Characters measured

Полученные при измерении цифры подвергнуты биометрической обработке. В качестве характеристик вычислены средние арифметические каждого признака той или иной группы трутней с их средними ошибками и стандартные отклонения. Результаты этой обработки сведены в табл. 1

Таблица 1. Биометрические характеристики (средние арифметические с их средними ошибками и стандартные отклонения) признаков половых придатков трутней. Значения приведены в делениях окуляр-микрометра

Признак \ Раса	Тульская	Итальянская	Африканская	Мингрельская	Японская
a—b	90 ± 0,38 σ = 2,96	83,87 ± 0,28 σ = 1,92	84,73 ± 0,61 σ = 2,36	81,95 ± 0,43 σ = 1,91	52,33
c—m	46,62 ± 0,40 σ = 3,15	47,17 ± 0,27 σ = 1,89	49,27 ± 0,68 σ = 2,61	48,45 ± 0,47 σ = 2,1	33,66
n—g	29,87 ± 0,27 σ = 2,15	28,42 ± 0,35 σ = 2,40	25,8 ± 0,34 σ = 1,36	30,95 ± 0,50 σ = 2,24	32,33
l—f	52,98 ± 0,31 σ = 2,4	48,17 ± 0,11 σ = 0,735	43,47 ± 0,80 σ = 3,09	56,60 ± 0,53 σ = 2,35	43,33
r—k	49,1 ± 0,34 σ = 2,65	42,40 ± 0,37 σ = 2,51	41,2 ± 0,55 σ = 2,14	50,75 ± 0,56 σ = 2,49	42,33
p—t	31,47 ± 0,31 σ = 2,43	27,74 ± 0,21 σ = 1,41	26,87 ± 0,34 σ = 1,36	31 ± 0,37 σ = 1,67	—
N	61	47	15	20	3

Из этой таблицы видно, что по длине покровной пластинки тульские трутни значительно превосходят три другие группы, нами изученные — итальянскую, африканскую и мингрельскую. Эти последние группы по данному признаку довольно близко стоят друг к другу.

Наконец совершенно особн»ком стоят японские трутни, равные 52,33 (взято среднее из 3 экземпляров).

По признаку $c-m$ (ширина покровной пластинки) разница в величине средних у четырех рас — тульской, итальянской, африканской, мингрельской — на первый взгляд не велика, но все же она у тульской и африканской статистически достоверна $R=3{,}3$. Японские трутни и здесь резко обособлены.

Длина покровной чешуйки по диагонали $l-f$ наибольшая у мингрельских трутней; за ними в порядке уменьшения идут тульские, итальянские, африканские. Близко к африканским по данному признаку подходит японская пчела.

В такой же последовательности располагаются группы трутней по длине покровной чешуйки по средней линии ($r-k$).

По ширине покровной чешуйки ближе всего стоят друг к другу тульские и мингрельские трутни ($R=1{,}4$). Так же мало разнятся между собой итальянские и африканские ($R=2{,}42$). Японские трутни и по этому признаку стоят ближе всего к африканским.

На основании изложенного мы можем сказать, что по длине покровной пластинки тульские трутни стоят на первом месте; по длине покровной чешуйки первое место занимают мингрельские пчелы, наиболее широкой покровной пластинкой обладают африканские трутни, а по ширине покровной чешуйки они стоят на последнем месте по сравнению с первыми тремя группами.

По большинству из указанных признаков японские трутни резко выделяются в сторону значительно меньшей величины их и только по длине покровной чешуйки они стоят недалеко от африканских.

Для выделения отличий трутней разных групп по форме пропорциям половых придатков были вычислены средние арифметические следующих процентных индексов.

1. Отношение ширины покровной пластинки к ее длине $\frac{c-m}{a-b}\cdot 100$.

2. Отношение длины отростка покровной пластинки к длине покровной чешуйки $\frac{n-g}{r-k}\cdot 100$.

3. Отношение ширины покровной чешуйки к ее длине по диагонали $\frac{p-t}{l-f}\cdot 100$.

Результаты вычисления индекса приведены в табл. 2

Таблица 2. Биометрические характеристики (средчие арифметические и их ошибки, стандартные отклонения) индексов половых придатков трутней

Раса / Индекс	Тульская	Итальянская	Африканская	Мингрельская	Японская
$\frac{cm}{a-b}\cdot 100$	51,82%±0,31% σ=2,45	55,99%±0,42% σ=2,88	58,17%±0,80% σ=3,08	59,46%±0,66% σ=2,96	64,33%
$\frac{n-g}{r-k}\cdot 100$	52,60%±0 59% σ=4,47	60,70%±0,58% σ=3,87	59,11%=1,32% σ=5,12	55,86%±0,85% σ=3,80	73%
$\frac{P-f}{l-f}\cdot 100$	59,13%±0,65% σ=5,10	57,55%±0,59% σ=4,11	61,54%±1,3% σ=5,27	55,41%±0,79% σ=3,53	53%

Из этой таблицы видно, что наиболее широкой покровной пластинкой (по отношению к длине) обладают мингрельские трутни; рядом с ними стоят африканские трутни и более удаленными от них являются итальянские и тульские. Японские трутни по данному признаку также сильно отличаются от группы Apis melliffera.

По относительной длине выроста n—g первое место занимают итальянские и африканские по сравнению с тульскими и мингрельскими. Японский трутень имеет относительно самый длинный вырост покровной пластинки.

По относительной ширине покровной чешуйки первое место занимают африканские трутни, затем идут тульские, итальянские и мингрельские.

Наименьшим индексом ширины покровной чешуйки обладают японские трутни.

Из этого следует, что африканские трутни обладают относительно более широкой как покровной пластинкой, так и покровной чешуйкой. У мингрельских трутней — коротко-широкая покровная пластинка и продолговатая покровная чешуйка. У тульских трутней — продолговатая покровная пластинка и коротко-широкая покровная чешуйка. Итальянские трутни по своим индексам занимают промежуточное положение. У японских трутней—коротко-широкая покровная пластинка и вытянутая покровная чешуйка.

Анализируя полученные индексы, мы можем лишь в отношении африканских трутней вывести ту закономерность, что с уменьшением абсолютной величины покровных пластинок и чешуек увеличивается



Рис. 3. Покровные пластинки и чешуйки полового аппарата тульского трутня (рис. с рис. аппаратом Аббе)
Fig. 3. Apis mellifera mellifera L.



Рис. 4. Покровные пластинки чешуйки полового аппарата мингрельского трутня (рис. с рис. аппаратом Аббе)
Fig. 4. Apis mellifera caucasica mingrelica Scor.



Рис. 5. Покровные пластинки и чешуйки полового аппарата итальянского трутня (рис. с рис. аппаратом Аббе)
Fig. 5. Apis mellifera ligustica Spin

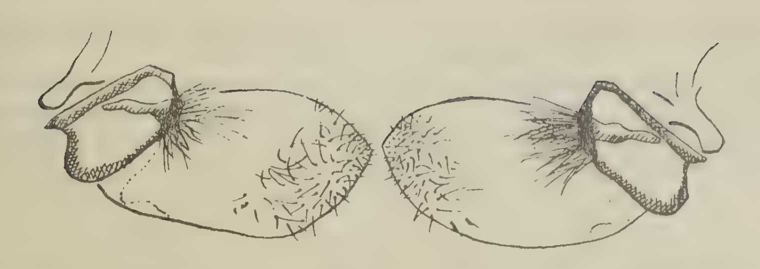


Рис. 6. Покровная пластинка и чешуйки полового аппарата африканского трутня (рис. с рис. аппаратом Аббе)
Fig. 6. Apis mellifera unicolor Latr.



Рис. 7 Покровные пластинки и чешуйки полового аппарата японского трутня (рис. с рис. аппаратом Аббе)
Fig. 7. Apis indica japonica Rad.

относительная ширина тех и других. При сопоставлении тульских и мингрельских трутней такого соответствия не наблюдается: если тульские трутни имеют относительно продолговатую покровную пла-

Таблица 3. Отношение разниц средних арифметических индексов к их ошибкам у различных форм трутней

Индекс	Порода	Тульская	Итальянская	Африканская	Мингрельская
$\frac{c-m}{a-b}$	Тульские	0			
	Итальянские	8,02	0		
	Африканские	7,38	2,42	0	
	Мингрельские	10,5	4,39	1,24	0
$\frac{n-g}{r-k}$	Тульские	0			
	Итальянские	10	0		
	Африканские	4,49	1,1	0	
	Мингрельские	3,14	4,7	2,06	0
$\frac{p-t}{l-f}$	Тульские	0			
	Итальянские	1,79	0		
	Африканские	1,6	2,5	0	
	Мингрельские	3,2	2,2	4,03	0

стинку, то покровная чешуйка их, наоборот, коротко-широкая; противоположное этому соотношению мы наблюдаем у мингрельских трутней: коротко-широкая покровная пластинка и продолговатая покровная чешуйка. Еще резче это соответствие выявляется у японских трутней, у которых индекс $\frac{c-m}{a-b} = 64{,}32\%$ показывает, что покровная пластинка относительно широка, наоборот, покровная чешуйка (индекс — 53%) относительно довольна узка.

Далее, сравнивая индексы относительной длины выростов покровной пластинки (n—g), мы отмечаем тот любопытный факт, что у северных форм Apis meliffera этот вырост сильнее всего редуцирован, итальянки и африканки дают лучшее его развитие, а у японских трутней он необычайно велик.

Приведенные нами рисунки 3—7 это отчасти иллюстрируют.

Таблица 4. Отношение разниц средних арифметических к их ошибкам признаков у трутней различных форм

Признак	Порода	Тульская	Итальянская	Африканская	Мингрельская
l—f	Тульские	0			
	Итальянские	14,5	0		
	Африканские	11,5	5,89	0	
	Мингрельские	5,9	15,6	13,67	0
r—k	Тульские	0			
	Итальянские	13,1	0		
	Африканские	12,1	2,14	0	
	Мингрельские	2,4	14,60	12,2	0
p—t	Тульские	0			
	Итальянские	10,08	0		
	Африканские	13,9	2,42	0	
	Мингрельские	1,4	7,7	8,26	0
a—b	Тульские	0			
	Итальянские	12,8	0		
	Африканские	7,4	1,27	0	
	Мингрельские	14	3,76	3,7	0
c—m	Тульские	0			
	Итальянские	1,1	0		
	Африканские	3,3	2,8	0	
	Мингрельские	1,3	2,37	1	0
n—g	Тульские	0			
	Итальянские	3,3	0		
	Африканские	9,2	5,3	0	
	Мингрельские	1,9	4,1	8,4	0

Разницу между африканскими и тульскими трутнями можно считать статистически достоверной, так как ни по одному из признаков и индексов R не спускается ниже 3, давая весьма высокие значения — 7,4; 9,2; 11,5 и т. д.

Величина R при сравнении итальянских и тульских трутней также говорит о наличии существенного различия между этими группами. Лишь по одному (из 6) промерному признаку R выражается в цифре ниже 3. В остальных 5 случаях R доходит до 10, 13 и даже 14.

Совершенно другая картина наблюдается, если проанализировать полученные R при сравнении итальянских и африканских трутней: здесь видно, что в 4 случаях из 6 R ниже 3. Приблизительно то же самое можно отметить и в отношении различия между тульскими и мингрельскими трутнями, где R в 4 случаях из 6 также оказывается ниже 3.

В целях получения более отчетливого представления о том, каково соотношение между изучаемыми нами формами, были просуммированы аналогичные R всех признаков и индексов друг с другом в тех комбинациях, какие нами даны на таблицах, т. е. использован метод комбинированных признаков Гейнке в несколько, правда, своеобразной форме.

Результаты этого суммирования представлены на табл. 5

Таблица 5. Сумма R признаков и индексов различных форм трутней

	Тульские	Итальянские	Африканские	Мингрельские
Тульские . . . . . . Итальянские	+ 19,81 54,88 74,69			
Африканские	+ 13,47 57,4 72,98	+ 6,02 19,82 25,84		
Мингрельские . . .	+ 16,84 26,9 43,74	+ 11,29 48,13 59,42	+ 7,33 47,23 54,56	

Примечание. Первым слагаемым является сумма R для индексов, вторым сумма R для абсолютных признаков.

Из сопоставления полученных данных видно, что между тульскими и африканскими трутнями сумма отклонений R получилась наибольшая; наоборот, сумма отклонений между итальянской и африканской группами наименьшая.

На основании полученных сумм можно сделать заключение, что самое большое различие по комплексу признаков имеет место между тульскими и мингрельскими, с одной стороны, и африканскими и итальянскими—с другой. Ближе всего стоят друг к другу итальянские и африканские трутни. Почти такая же близость наблюдается между тульскими и мингрельскими трутнями.

Полученные нами данные интересно сравнить с теми закономерностями, которые установлены для географической изменчивости пчелы (Apis mellifera). Прежде всего подтверждается тот факт, что общие размеры тела насекомого (в данном стучае трутня) уменьшаются по направлению с севера на юг. Это особенно хорошо заметно при сравнении средних арифметических признаков тульских трутней и африканских. Из этого сравнения видно, что африканские трутни по каждому из взятых признаков значительно уступают по величине соответствующим признакам тульских трутней. Почти такой же результат получается из сравнения тульских и итальянских трутней: из средних арифметических пяти признаков итальянских трутней четыре дают меньшие цифры по сравнению с тульскими (табл. 1). Аналогично увеличению относительной ширины крыльев у южных пчел африканские трутни обладают более широкими покровными пластинками и чешуйками.

Отмеченная нами выше большая относительная величина отростка у южных рас и пчел может быть сопоставлена с тем, что у южных пчел конечности тела относительно более развиты.

Интересно сопоставить наблюдаемые нами отличия в размерах и форме половых придатков с данными по отличиям в размере других признаков тела трутней сравниваемых групп. Такие данные приведены на табл. 6 и взяты из пока неопубликованной работы В. В. Алпатова и П. М. Комарова,

Таблица 6. Биометрические константы (средние арифметические и вероятные ошибки в миллиметрах) признаков трутней различных форм (по Комарову и Алпатову)

Признаки	Тульские	Итальянские	Мингрельские
Хоботок	3,930	4,070	4,150
Третий тергит	2,791 ± 0,012	2,739 ± 0,009	2,840 ± 0,007
„ стернит	2,937 ± 0,007	2,800 ± 0,008	2,892 ± 0,007
Длина крыльев	12,46 ± 0,3	12,09 ± 0,13	12,34 ± 0,25
Ширина крыльев	4,084 ± 0,009	4,084 ± 0,009	4,117 ± 0,011
Голень	4,080 ± 0,010	3,975 ± 0,008	4,102 ± 0,012

Из этой таблицы видно, что итальянские трутни существенно мельче по всем признакам кроме длины хоботка тульских и мингрельских; в то время как разница между тульскими и мингрельскими для одних признаков отсутствует совсем, для других она оказывается положительной в пользу тульских или наоборот, т. е. в пользу итальянских.

Отличия в изучаемой системе признаков для отдельных групп дают возможность расположить их в цепь форм географического порядка. Эта цепь имеет весьма вероятно также филетическое значение, так как по ряду соображений можно считать северные расы происшедшими от южных. Интересно отметить, что начальным звеном этой цепи надо поставить трутней Apis indica japonica Rad, т. е. принадлежащих к другому виду, не придавая этому пока филетического смысла. Это дает пример того, что видовая изменчивость может лежать в качестве звеньев ряда, представляемого изменчивостью расовой, и отличия между этими группами изменчивости заключаются лишь в резкости отстояний звеньев друг от друга.

ЛИТЕРАТУРА

1. Алпатов В. В., К вопросу о породах домашней пчелы, Пчеловодное дело, 1924.—2. Алпатов В. В., Зацепки на крыле пчелы и их изменчивость, Пчеловодное дело, I, 1926.—3. Алпатов В. В., Биометрическая характеристика среднерусской и украинской пчелы, Русск. зоол. журн., т. 7, вып 4, 1927.—4. Алпатов, В. В. и Тюнин Ф. А., К познанию изменчивости хоботка рабочей пчелы, Русск. зоол. журн., т., 5.—5. Michaelis Georg., Bau und Entwicklung des männlichen Begattungsapparates der Honigbiene, Z. f. wiss. Zoolog., Bd. 67, 1900.—6. Михайлов А. С., Ряд работ в журн. „Опытная пасека".—7. Хохлов Б. И, Исследование длины хоботка у рабочей пчелы, Пчелопольное хозяйство, 2, 1916.—8. Zander Enoch., Beiträge zur Morphologie der männlichen Geschlechtsanhänge der Hymenopteren, Z. f. wiss. Zool., Bd. 67, 1900.—9. Zander Enoch., Der Bau der Bienen, 1911.

CONTRIBUTION TO THE STUDY OF VARIATION IN HONEY BEE

II A COMPARATIVE BIOMETRIC CHARACTERISTIC OF THE SEXUAL APPENDAGES OF THE DRONES BELONGING TO DIFFERENT FORMS OF THE GENUS APIS

By Lavrechin Th. A.

(Laboratory of Ecology, Institute of Zoology, University of Moscow)

The measurements taken in this investigations belong to the chitinous external sexual appendages of drones. The appendages consist of the so called covering plates, medially situated and covering the middle part of the sexual aperture and of the so called scales limiting the sexual aperture on the sides. As material drones belonging to the following groups were taken:

1. Apis mellifera mellifera L. from Tula (Middle Russia) — 61 specimens.
2. Apis mellifera caucasica mingrelica Scor. from the Tersk queen breeding station — 20 specimens.

3. Apis mellifera ligustica Spin. from pure italian queens collected at Tula experimental station — 47 specimens.
4. Apis mellifera unicolor Latr. from S. Africa — 15 specimens.
5. Apis indica japonica Rad. from Dr. Tokuda in Japan – 3 specimens.

All measurements were made on dissected organs enclosed in glyceringelatin and are expressed in divisions of the ocular-micrometer (one division equal to 17,37 microns) (Table 1). Beside absolut dimensions of different parts one calculated a number of indices.

1. The relation between the width ot the covering plate and its length; 2. the relation between the length of the appendage of the covering plate and the length of the covering scale; 3. the relation between the width of the covering scale and its diagonal length.

Following conclusions are reached:

1. There is a close similarity between the Tula and Mingrelian drones on one hand and the Italian and African ones on the other hand.

2. The well known decrease of the body size of southern bees as compared with the northern ones is confirmed in regard to the dimensions of the sexual appendages.

It is possible to establish a geographical variation of drones of different races of A. mellifera. As the initial link of such a chain of geographical forms we must place the drones of A. indica japonica Rad., a form belonging to another species. This indicate that there is only a quantitative difference between the variation of species and that of races.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XIV 1935 г. ВЫП. 4



К ПОЗНАНИЮ ИЗМЕНЧИВОСТИ МЕДОНОСНОЙ ПЧЕЛЫ

III. КУБИТАЛЬНАЯ ЯЧЕЙКА НА КРЫЛЬЯХ ВИДОВ P. APIS И ЕЕ ДИАГНОСТИЧЕСКОЕ И ЭВОЛЮЦИОННОЕ ЗНАЧЕНИЕ

В. В. Алпатов

Из лаборатории экологии Института зоологии Московского университета

Настоящая статья выросла из очень узкой задачи оценить биометрически новый признак—кубитальный индекс различных рас пчел, выдвинутый Гётце (Götze, 1929). По ходу решения этого вопроса удалось собрать большой цифровой материал, давший ответ на поставленный вопрос и представляющий вместе с тем самодовлеющее значение. Таким образом работа естественно распадается на две части.

Гётце предложил измерять два отсека по основанию третьей кубитальной ячейки: отсеки, которые образуются отхождением от этого основания так называемого nervus recurrens (рис. 1). Несмотря на тщательность работы Гётце при изучении ее остается неясным, каким образом этот автор производил первичные измерения: измерял ли он отсеки основания ячейки так, как это например изображено на нашем рис. 1 – отсек *a—b* и *c—b*, или так, как изображено на рис. 4 в работе Гётце, где точки *a* и *c* соединены прямой, на которую опущен перпендикуляр из nervus recurrens.

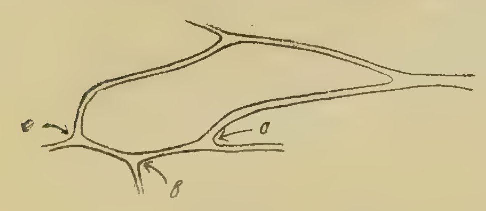


Рис. 1. Кубитальная клеточка у рабочей A. mellifera mellifera L. Коломна у Москвы, с точками промеров
Fig. 1. A. cubitall cell on the wing of a worker bee A. mellif ra mellifera L. from Kolomna near Moscow showing the characters measured

Я в своих измерениях придерживался очень строго точек, указанных на рис. 1. Гётце делит для образования индекса бо́льшую величину на меньшую, я же выражаю меньшую величину в процентах большей, находя, что число с двумя значащими цифрами перед запятой более удобно для обращения, чем число, состоящее из единицы с десятичными знаками, как у Гётце.

Все измерения кроме таковых для A. dorsata были проведены при помощи окуляр-микрометра в окуляре 2 и объектива № 5 Рейхерта с удаленной передней линзой. Для отдельных индивидуумов при помощи логарифмической линейки вычислялись индексы, которые обрабатывались обычным приемом математической статистики.

Как и в моих предыдущих работах, я стремился иметь материал от многих семей данной формы. Не удалось это сделать в тех случаях, когда мы пользовались коллекционным материалом по пчелам Китая и Индокитая.

Таблица 1. Ряды и изменчивости и константы кубитального индекса разных форм рода Apis (Европа и Африка)
Table 1. Variation rows and biometric constants of the cubital index among worker bees of the g. Apis

Название формы	Места сбора	M ± P. E.	Классы															
			−35,01	−39,10	−43,01	−47,01	−51,01	−55,01	59,01	−63,01	−67,01	−71,01	−75,01	−79,01	−83,01	−87	−19	−95
A. mellifera ligustica Sp.	От Реппа Италия, Italy	47,05±.51	2	9	16	8	12	2										
» car nica Poll.	Австрия, Austria	47,05±.56	4	9	10	11	9	4										
» » » »	США U.S.A.	46,43±.47	3	8	19	12	4	4										
» » remipes Pall.	Армения, Armenia	45,14±.80	5	8	6	6	1	1	2									
» » caucasica G.	Тифлис, Tiflis	53,49±1,09		1	2	6	8	3	0	1	1	0	1					
» » »	Сванетия, Swanetia	56,54±.79			1	5	5	4	7	4								
» » »	Абхазия, Адлер Abchasia	57,01±.73				6	11	11	7	0	2	0	2					
» » »	Кичмай Kichmaй	59,61±.60				1	7	15	5	7	4	1						
» » taurica n novum.	Крым, Crimea	57,98±.77			4	6	12	7	6	6	6	3						
» » mellifera L.	Украина, Ucraina	50,79±.48	3	12	17	22	15	19	8	2	2							
» »	Моск. обл., Moskow district	67,57±.29			1	1	3	8	15	22	24	9	8	3	3	2	0	1
A. adansoni	Ю. Африка, S. Africa	51,38±.72	1	4	9	10	13	4	6	1	0	0	0	1				
A. unicolor	»	51,13±.59		4	9	11	15	5	3	1	1							
A. fasciata	Египет, Egypt	50,81±.54	1	3	9	13	11	10	3									

Посмотрим, как обстоит дело, если отличия выражены точным числовым языком. В табл. 1 и на рис. 2 приведены вариационные ряды и кривые тех темных рас пчел, для которых по мнению Гётце интересующий нас признак является особенно применимым.

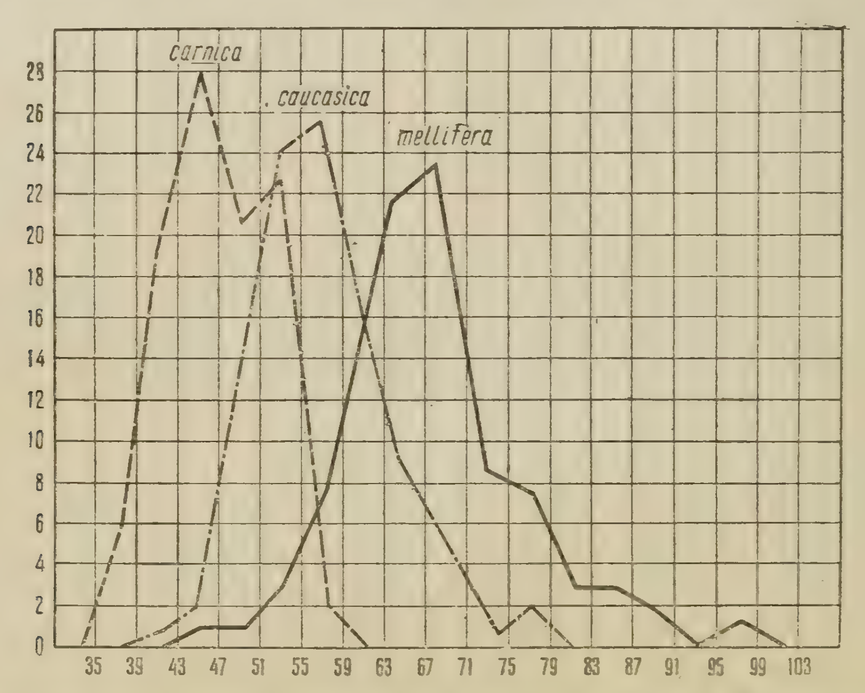


Рис. 2. Вариационные кривые кубитального индекса Крайнской, Кавказской горной (из 4 пунктов: Тифлис, Сванетия, Адлер и Кичмай) и серой средне-русской пчелы
Fig. 2. Variation curves of the cubital index of the carniolan bee, the gray caucasian bee (from four localities: Tiflis, Svanetia, Adler and Kichmai) and the gray middle-russian bee

Из рассмотрения вариационных рядов и кривых оказывается, что все они являются трансгрессивными и что, даже взяв кривые Крайнской и среднерусской пчелы, наиболее различающиеся по типу, мы обнаруживаем перекрытие на протяжении 4 классов.

Отсюда следует, что, если нам попадутся неизвестные пчелы с с индексом, падающим на эти общие классы, мы не будем в состоянии определить, к какой расе они принадлежат. Особенно относится это к кавказской серой пчеле, промежуточной по своему типу. Мной были проделаны испытания того, насколько данный признак пригоден в диагностических целях путем рассматривания крыльев в лупу со слабым (×8) увеличением. Брались партии препаратов, составленные из пчел, принадлежащих к двум расам, причем препараты были перемечены этикетками, непонятными для лица, производившего определения. Результаты сведены в табл. 2.

Оказывается, что при различении среднерусской пчелы от украинской несмотря на то, что эти расы по кубитальному индексу дают настолько большую трансгрессию, что 80% числа экземпляров той и другой формы падает на один и тот же отсек оси абсцисс, в среднем для 3 испытаний лишь 12% экземпляров ошибочно относятся не к той расе, к какой они действительно принадлежат. Дело объясняется тем, что при выработке суждения у лица, производящего определение, уже имеется заранее составленное представление о типе обеих рас и о вероятности того, что данная форма ячейки скорее принадлежит к одной, а не к другой расе. Можно считать данный прием практически пригодным для отличения северной среднерусской пчелы от краинки и украинки, но не для отличения от серых кавказянок, когда число ошибок колеблется от 17 до 25%.

Таблица 2. Определения на-глаз принадлежности крыла к той или иной породе по кубитальной клеточке

Table 2. Determinations of bees of different races by means of the cubital cell inspected through a lens (×8)

Какие породы смешивались Races mixed together	% неудачных определений Per cent of wrong determinations	Число экземпляров в партии N of specimens
Среднерусская—украинка Middle Russian—Ucrainian	15	40
То же The same	10	40
То же The same	10	40
Абхазия—краинка Abhasian—Carniolan	17,4	23
То же The same	25	36
Среднерусская—краинка Middle Russian—Carniolan	16	30

Помимо этого делались испытания отнесения групп пчел к той или иной расе. В этом случае уверенность в определении конечно повышается, так как просмотр группы позволяет создать представление об их типе.

На основании всего вышесказанного можно сделать вывод, что признак кубитальной клеточки является таким же трансгрессивным признаком в пределах рас A. mellifera L., как все другие морфологические признаки, до сих пор изучавшиеся. В частности два признака—строение второго стернита и относительная ширина первого членика лапки, которые были выдвинуты Скориковым (1929) в качестве диагностических признаков для мелких форм в пределах вида A. mellifera L., как я показал (1930), относятся к той же категории трансгрессивных признаков, что и кубитальный индекс.

В качестве количественного биометрически обрабатываемого признака для характеризования форм A. mellifera L. кубитальный признак превосходен. На карте (рис. 3) можно подметить закономерности географического распределения этого признака.

Наибольшим значением индекса или иными словами отхождением nevus recurrens почти на середине основания кубитальной клеточки обладают пчелы средней полосы Европейской части Союза (табл. 3).

Необходимо здесь указать, что бортевые пчелы Башкирии представляют собой форму, вполне укладывающуюся в схему изменчивости пчел Европейской части РСФСР как по индексу кубитальной клеточки, так и по хоботку, равному 6,091±0,024 мм. Промеры сделаны мной по препаратам покойного проф. Г. А. Кожевникова; этот последний незадолго до своей смерти высказывал соображение, что бортевые пчелы Башкирии обладают особо длинным, из ряда вон выходящим хоботком.

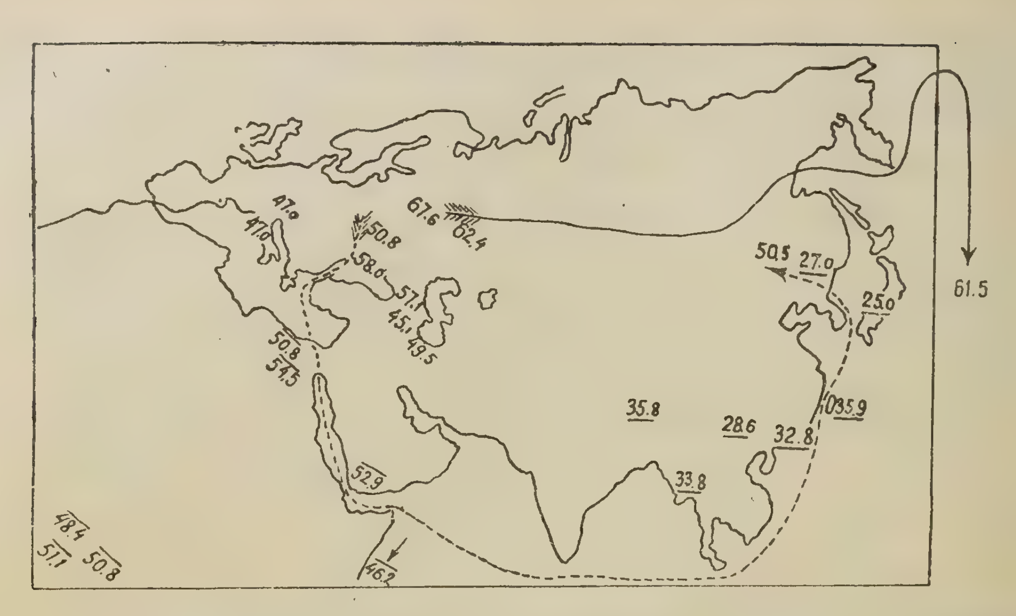


Рис. 3. Карта географического распределения кубитального индекса у европейской, африканской и индийской пчелы. Данные для африканских пчел надчеркнуты, для индийских — подчеркнуты. Стрелки показывают вероятные пути заселения пчелами Уссурийского края и Калифорнии.

Fig. 3. Map showing the geographical distribution of the averages of the cubital index among european, african and asiatic bees. Figures relating to african bees have a line above them, that for the indian bees a line underneath. Arrows show the probable origin of bees in Ussuri-district and California

Таблица 3. Кубитальный индекс рабочих пчел различных мест (A. mellifera L.)

Table 3. The cubital index ot worker bees (A. mellifera L.)

Название местности Locality	M±P. E.	Число экземпляра	Примечание
1. Басманово б. Смоленской губ. . . Smolensk I	69,57±1,20	50	
2. Смоленск от Удрина . . . . . . Smolensk II	61,81±.92	45	
3. Малоярославец . . . . Maloj aroslavetz	65,57±.74	60	
4. Уйск. . . . . Uisk	60,51±.50	20	
5. Чистополь . . . . Chistopol	59,72±.91	50	
6. Татреспублика, Игл. вол. . . . . . Tartar republic	66,41±1,14	20	
7. Уфа . . . . Ufa I	64,89±1,13	30	
8. Уфимский кантон . . . . Ufa II	67,64±.72	30	
1—8 вместе	64,69±.38	—	
9. Бортевые пчелы Башреспублики . Baschkiria	62,41±.46	206	11 семей
10. Дальневосточный край . . . . . Ussuri-district I	53,49±.59	25	С 2 пасек
11. То же » II	49.57±1,31	14	Из банки с indica
12. Харбин . . . . Charbin	53,11±.61	44	Одна семья из коллекц. Г. А. Кожевникова
13. Никольск-Уссурийский . . . . . Ussuri-district III	45,01±.65	35	
10—13 вместе	50,53±.45	—	
14. Калифорния . . . . California	61,51±.73	40	Из 4 семей

Отсюда к югу (в Украину и Закавказье) и на запад идет сильное снижение индекса, доходящее до 45,1 и 49,5 у закавказской пчелы (Армения и Ленкорань), к 47,0 у пчелы Крайны и Италии. Островом в этом закономерном падении индекса лежат серые пчелы Кавказа, давая некоторое возвращение с северному типу, характеризуемому высоким значением индекса. От краинской горной пчелы серые кавказянки отличаются очень разительно. Интересно, что крымская местная пчела, собранная мной лично на татарских сапеточных пасеках, по индексу почти совпадает с кавказскими пчелами и отличается от пчел Украины, хотя последние территориально к ним ближе. Это является новым доказательством зоогеографического сходства Кавказа с южной частью Крымского полуострова.

Пчелы африканского континента и Аравии (Иемен) A. fasciata, A. adansoni и A. unicolor, по размерам будучи мельче итальянской пчелы, показывают уменьшение кубитального индекса, а этот держится около одного уровня—50, тогда как A. unicolor с Мадагаскара несколько выделяется низким индексом от A. unicolor континента Африки.

Здесь необходимо указать, что кубитальный индекс является стойкой наследственной характеристикой местных форм, сохраняющейся при перевозке их в другие местности. Так, краинка в США дает такой же индекс, как на родине; отдельные семьи итальянок, воспитанные в СССР (табл. 4), дают очень низкие индексы, близкие к типу настоящей итальянки из Италии.

Таблица 4. Кубитальный индекс рабочих пчел различных форм
Table 4. Cubital index of bees from different localities

Название формы и местности Locality	M ± P. E.	Число экземпляров N	Примечание
Окр. оз. Танганайка, Tanganaika	48,41±.57	46	Из коллекции препаратов крыльев Г. А. Кожевникова
Итальянка из Тулы Italian bees from Tula	51,39±1,04	27	
Иемен, Аравия Yemen, Arabia	52,9	6	
Итальянка от Иванова, Кавказ Italians from Caucasus	45,01±.50	35	Из коллекции препаратов Г. А. Кожевникова
Египт, Хелуан Egypt, Heluan	54,52±.73	32	Из 4 семей
Мадагаскар, A. unicolor, Madagascar	46,24±.54	49	Дикие пчелы
Ленкорань, Lenkoran, Caucasus.	49,51±1,09	16	Три семьи

Особо надо отметить характеристику пчел с Дальнего Востока Союза и Манчжурии. Они характеризуются очень небольшим индексом—в среднем 50,53±0,45, заставляющим считать их пчелами-украинками. Это обстоятельство находит себе подтверждение в том, что переселенцы на Дальний Восток шли в весьма большом количестве с Украины, откуда и была завезена украинская пчела.

В моих руках кроме того оказался очень интересный материал по темным пчелам из Калифорнии, присланный научным сотрудником Калифорнийской опытной станции E. Sechrist. Из сопроводительного письма следовало, что эти пчелы попали в Калифорнию из Аляски, принадлежавшей, как известно, когда-то России, куда пчелы были завезены главным образом в целях добычи воска для миссионерской

деятельности русских священников. Индекс оказался значительно выше такового для уссурийских пчел. Можно предположить, что пчелы на Аляску были завезены из других отродий русских пчел, чем пчелы, бывшие источником для населения Уссурийского края. Возможно это были пчелы Западной Сибири или средней полосы России. Таким образом выясняется двойной путь заселения темными пчелами Нового Света, который до появления европейцев был лишен медоносной пчелы. Один путь шел из стран Западной Европы—Англии и Голландии с перевозом пчел в Новую Англию и Флориду, другой—из России через Аляску по тихоокеанскому побережью Северной Америки.

Необходимо указать, что в распоряжении нашей лаборатории имеются предварительные данные по кубитальному индексу у трутней и маток различных рас пчелы среднерусской, мингрельской и итальянской. Трутни обладают наибольшим индексом при сопоставлении с рабочими, матки—наименьшим. При сравнении маток и трутней разных рас картина получается вполне подтверждающая вышеприведенный вывод для рабочих пчел, а именно наименьший индекс оказывается у итальянок, наибольший—у маток и трутней из средней полосы СССР, а мингрельские занимают промежуточное положение.

Первым автором, отметившим видовые отличия в форме кубитальной клеточки у представителей рода Apis, был Герштекер (Gerstäcker, 1869), затем об этом же писал Г. А. Кожевников (1900), наконец ряд примеров и соображений приводит Гётце (1929).

Таблица 5. То же, что и табл. 1 для пчел Азии

Table 5. The same as on table 1 but for Asia

Название Name	Место сбора Locality	M ± P. E.	Классы	11,01—15,01	15,01—19,01	19,01—23,1	23,01—27,01	27,01—31,01	31,01—35,01	35,01—39,01	39,01—43,1	43,01—47,01
Apis dorsata Fabr. . . .	—	15,71 ± .39	—	8	10	2	—	—	—	—	—	—
„ florea Fabr.	—	33,81 ± .59	—	—	—	—	—	6	6	6	2	—
„ indica indica Fabr.	Formosa	35,94 ± .59	—	—	—	—	—	1	4	8	2	—
„ indica japonica Rad.	Japan, from Dr. Tokuda	25,01 ± .31	—	—	—	6	18	6	—	—	—	—
„ „ „	Ussuri from Dr. Kalaitan	27,14 ± 1,02	—	—	—	—	10	3	1	1	—	—
„ „ „	Ussuri from Dr. Kusnetzow	27,01 ± .47	—	—	—	3	15	7	4	1	—	—
„ indica japonica? . .	Yunnan	28,61	—	—	—	1	2	4	3	—	—	—
„ indica indica . . .	Canton	32,84 ± .58	—	—	—	—	2	6	10	5	2	—
„ „ „	Rangoon	33,81 ± 2,62	—	—	—	—	1	2	2	4	1	—
„ „ „	Sikkim	35,84	—	—	—	—	—	2	2	4	1	1

В таблице 5 приведены мои собственные материалы. Как видно наименьшим индексом обладает A. dorsata. Затем идут формы A. indica из Японии, Уссурийского края и из Юннана. Последнюю форму я считаю возможным выделить от A. indica остальных частей Китая в качестве A. indica japonica по внешним признакам: большие размеры, небольшое количество желтизны в окраске брюшка, что приближает эту форму к A. indica japonica из Уссурийского края и Японии.

Южные формы A. indica из Кантона, Формозы, Рангуна и Сиккима характеризуются бо́льшим индексом, чем формы из северных пунктов.

В данном случае картина прямо противоположна тому, что мы имели в случае географической изменчивости A. mellifera в Европе. A. florea несмотря на свои исключительно мелкие размеры по индексу не отличается от южных форм A. indica. В качестве иллюстрации различных форм кубитальной клеточки приведем рис. 4.

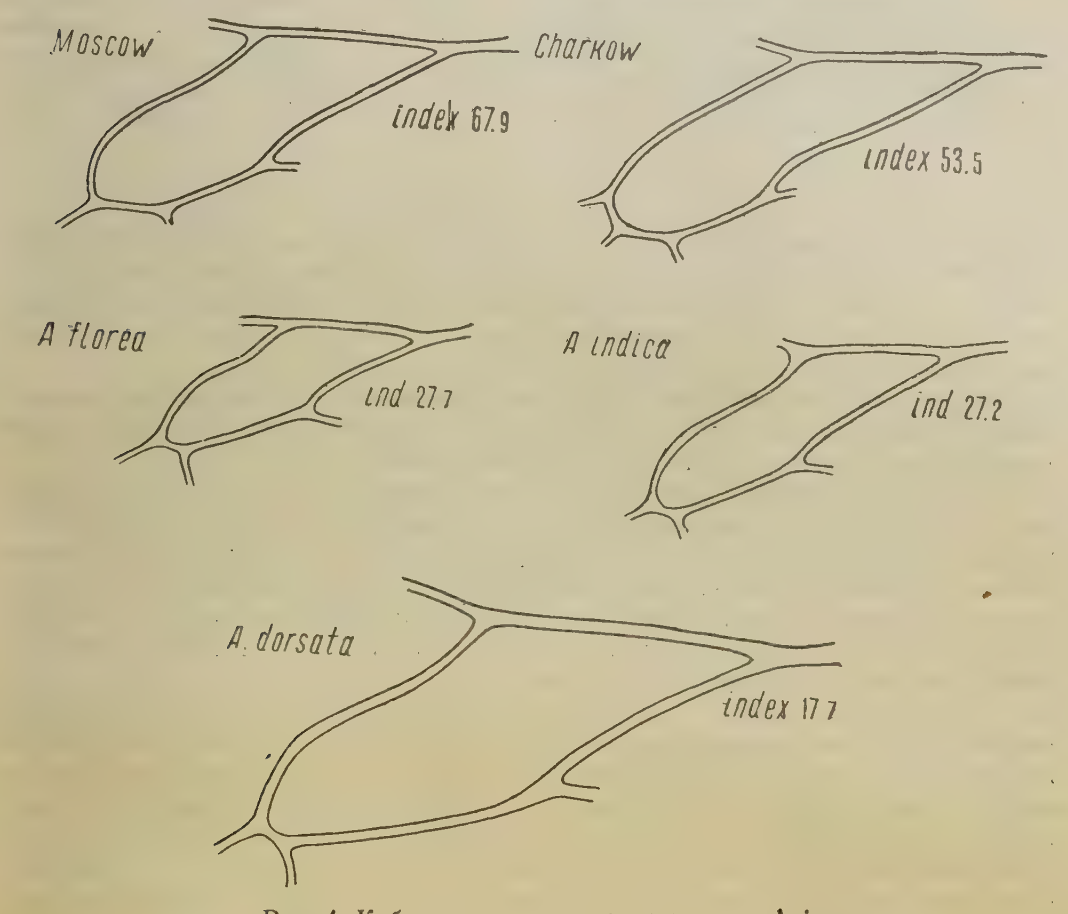


Рис. 4. Кубитальная клеточка пчел рода Apis

Fig. 4. Cubital cell of wings of different forms of genus Apis

Необходимо остановиться на филогенетическом значении интересующего нас признака. Крыло пчелы представляет собой орган, прошедший длинный путь изменений от примитивного крыла типа пилильщика с жилками, представляющими ряд жилок, параллельных переднему краю крыла с поперечными к ним пересечениями. В таком крыле поперечная жилка идет, не прерываясь, от переднего до заднего края крыла. В результате же редукции жилкования в дистальной части крыла этот ход нарушается. У A. dorsata nervus recurrens является почти непосредственным продолжением к заднему краю крыла поперечной жилки, ограничивающей спереди третью кубитальную клеточку, тогда как у северных форм A. mellifera начало nervus recurrens отступает проксимально, что создает из четырехугольника ячейки типа A. dorsata пятиугольную ячейку (рис. 4).

Можно поэтому думать, что последний пятиугольный тип является вторичным явлением. В Европе северные формы A. mellifera несомненно являются в смысле своего происхождения формами более молодыми, так как возникновение их связано с заселением с юга в послеледниковое время территории, освобожденной отступившим ледником.

В этом случае первичный признак обнаруживается у форм, которые мы с большой вероятностью можем считать более древними.

В Азии для A. indica картина не такова. В Уссурийском крае с фауной реликтового третичного характера индийская пчела вероятно живет на тех же местах, что и в третичное время. Быть может в связи с этим у нас сохранился признак более примитивный, чем даже у расположенных к югу форм A. indica s. str.

Пчелы Африки характеризуются индексом, лежащим около 50 и несколько превосходящим южные формы A. mellifera в Европе. Это позволяет думать, что все африканские пчелы образуют круг географических форм, отличный от круга A. mellifera в палеарктике, и заслуживают особого видового названия.

Выводы

1. Изучена изменчивость кубитального индекса, представляющего процентное выражение длины жилки b—c в длине жилки b—a (рис. 1).

2. Средними арифметическими этого признака можно очень хорошо характеризовать систематические категории в пределах вида A. mellifera и A. indica.

3. В некоторых случаях по этому признаку можно также определить с небольшим процентом ошибок принадлежность отдельных индивидов к той или иной географической расе.

4. В Европейской части СССР наблюдается закономерное уменьшение величины этого индекса к югу, тогда как серая кавказская пчела и пчела Крыма дают возвращение к северному типу. Африканские пчелы не дают никаких закономерностей географического распределения этого признака. Индийская же пчела дает картину, обратную той, которая наблюдается у A mellifera, а именно индекс увеличивается на юге сравнительно с севером.

5. Домашние пчелы Уссурийского края по величине индекса относятся к пчелам-украинкам, что находит историческое объяснение в том, что Дальний Восток был колонизирован украинцами, завезшими с собой пчел на пароходах Добровольного флота. Черные пчелы Калифорнии, попавшие туда с Аляски, по индексу подходят к пчелам северной полосы Европейской части Союза, что позволяет сделать предположение о завозе их на Аляску православными миссионерами из Средней России или из Западной Сибири.

6. Высказываются соображения о филогенетическом значении признака. Можно думать, что малые величины признака относятся к первичному состоянию жилкования на крыле, что выражено например у A. dorsata. В Европе наблюдается соотношение между уменьшением индекса и древностью данной формы, так как северные расы, заселившие Европу после ледникового периода с высоким индексом, произошли от южных рас. Противоположная картина, наблюдаемая в географическом распределении величины индекса у A. indica, возможно может быть объяснена реликтовым характером уссурийской фауны, пережившей ледниковый период без потрясения.

ЛИТЕРАТУРА

1. Алпатов В., К познанию изменчивости признаков пчел Европейской части СССР и Кавказа, Опытная пасека, № 7—8, 1930.—2. Götze G., Variabilitäts und Züchtungsstudien an der Honigbiene mit besonderer Berücksichtigung der Langrüsselligkeit, Arch. f Bienenkunde, Bd. II, H 5—6, 1929.—3. Götze G., Distinguishing between different races Gleanings in Bee culture, № 2, 1933.—4. Gerstäcker A., Ueber die geographische Verbreitung und die Abänderungen der Honigbiene nebst Bemerkungen über die ausländschen Honigbienen der Alten Welt (in Apistica, Mitt. Zool. Museum, Berlin, 1905, Bd. III, H. 2), 1869. —5. Кожевников Г. А., Материалы по естественной истории пчелы, Изв. о-ва Л. Е., А и Э., т. 99, 1900.—6. Скориков А., Новые основания для ревизии р. Apis, Известия по прикладной энтомологии, т. 4, № 1, 1929.

CONTRIBUTION TO THE STUDY OF VARIATION IN HONEY BEE III. THE CUBITAL CELL ON THE WINGS OF DIFFERENT FORMS OF THE GENUS APIS AND ITS TAXONOMICAL AND EVOLUTIONARY SIGNIFICANCE

By W. W. Alpatov

(Laboratory of Ecology, Institute of Zoology, University of Moscow)

Summary

This is a biometrical study of the variation of the cubital cell index which is the length of the vein b—c expressed in percent of the vein b—a (Fig. 1). It has been found that this cubital index represents a typical case of a transgressive variation (Fig 2). The averages of the index calculated for different races give an excellent method for their discrimination. This can be seen on tables 1, 3, 4 and 5. It is possible also by means of a simple inspection of the cubital cell to determine the racial origin of given specimens. The results of such determinations are shown on table 2.

There is a gradual decrease of the cubital index, from the northern parts of Russia to Ukraina (Fig. 3). The gray Caucusian bee and the bee from the Crimean mountains, show a return to a more northern type No distinct geographical variation of the index could be observed among African bees. A very interesting case is represented by the bee population of the Ussuri-district in Eastern Siberia. The index coincides here with that of the bees from Ukraina. The explanation is that the Ussuri-district was colonised mostly by ukrainian peasants who brought with them their native Ukrainian bees. Bees obtained from Dr. Sechrist in California show a much higher value of the cubital index. As far as it is definitely known that the black bees of California arose from the bees of russian settlers in Alaska one can suppose that they are of North-russian or West-siberian origin different from that of the Ussuri-district The indian bee A. indica Fabr. in the northern parts of the area of distribution shows a lower value of the cubital index then in southern ones. Certain phylogenetic considerations make it probable that a high value of the index characterises a higher phylogenetic stage of the reduction of veins. The most primitive type of veins is shown by A. dorsata Fabr. In Europe there is a close correlation between the decrease of the index value and racial antiquity. The northern races with a high index arose evidently from southern ones because the northern parts of Europe were populated by southern immigrants after the glacial period. The contrary relation among A. indica can be perhaps explained by the relict character of the Ussuri-fauna, which evidently survived the glacial epoch without being disturbed by the glacier.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XIV 1935 г. ВЫП. 4

К ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОМУ АНАЛИЗУ СИСТЕМАТИЧЕСКИХ ОТЛИЧИЙ У ПРЯМОКРЫЛЫХ НАСЕКОМЫХ

Из Зообиологического института Всеукраинской академии наук

Г. И. Шпет

1. ВВЕДЕНИЕ

Вопрос об онтогенетическом развитии признаков различной систематической ценности тесно связан с общей проблемой реализации наследственных признаков в индивидуальном развитии. Во многих отношениях — это один и тот же вопрос. Способы развития признаков, которыми отличаются мутации, виды, роды и т. д., очень мало исследованы. Мы имеем в виду точные количественные исследования. Можно даже сказать, что подобные исследования только начинаются. Новые и детально разработанные методы для сравнительного изучения роста различных форм даны в последнее время Шмальгаузеном. Работая главным образом над птицами, Шмальгаузен (7—11) количественно учитывал различия в развитии тех или других признаков в эмбриогенезе. Оказалось, что природа различий, хотя бы в общих размерах двух сравниваемых форм, может быть весьма неодинакова. Так например она может зависеть от различной скорости роста этих форм, но может также быть обусловлена разницей уже в первоначальных размерах (закладках) зародыша при одинаковой скорости роста. Могут быть и иные причины диференцировки систематических отличий как в общих размерах тела, так и в отдельных органах. Можно отметить лишь несколько работ по позвоночным и беспозвоночным, которые пытаются осветить вопрос, пользуясь количественными методами.

Л. Кауфман (4) находит различия в размерах закладок тела курицы и голубя. Юччи (3) исследовал различия в скорости роста различных рас шелковичного червя. Кальверт (1) нашел различия в скорости роста некоторых Odonata. Сводку соответствующих работ см. у Назаренко и Шпета (5).

Малое количество работ, в которых применялось бы точное количественное изучение развития различных систематических (и вообще наследственных) признаков, в онтогенезе легко объясняется. Причины лежат в трудности подобных исследований. Довольно трудно получить достаточно обширный материал по различным стадиям развития для двух или нескольких форм организмов, которые мы хотим сравнить. Еще более трудным является вопрос о методах правильного сравнения различных форм. Основа для разработки таких методов может быть найдена в серии работ Шмальгаузена (7, 8), которые были опубликованы за последние годы. Шмальгаузен дает формулу:

$$\frac{\log v - \log v_0}{\log w - \log w_0} = \frac{k}{k_1} = q,$$

которая позволяет нам сравнить скорость роста двух органов, измеренных в одинаковом возрасте. Эта формула, комбинированная с определением первоначальных размеров (закладок) тела и органов, дает нам возможность анализировать сравнительный рост органов одного организма и сравнительный рост различных организмов. В подобном анализе есть много отдельных затруднений. Общий тип роста может быть различным. Рост позвоночных имеет параболический характер. Это в особенности показано Шмальгаузеном и выражено в его законе роста. Рост беспозвоночных менее изучен. Но ряд работ указывает что у насекомых наблюдается рост с постоянной общей скоростью [но конечно не в пределах одной стадии, см. Пржибрам (6), Шмальгаузен (7), а для Orthoptera — Шпет (16)].

Рост с неодинаковой скоростью, как параболический рост позвоночных, значительно более труден для сравнительного изучения, чем рост с постоянной скоростью. Шмальгаузен разработал методы сравнения различных форм, главным образом для позвоночных. Однако эти методы могут быть с успехом применены и к насекомым и вообще к другим животным. Целью настоящей работы является сравнительное изучение развития систематических признаков различных систематических групп Orthoptera. Для работы было использовано восемь видов прямокрылых:

Blatta orientalis L.	Locusta migratoria L.
Chorthippus parallelus Zett.	Oedipoda coerulescens L.
Ch. albomarginatus D. G.	Acridium bipunctatum L.
Dociostaurus maroccanus Thnb.	Ac. subulatum L.

2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Различные виды были собраны в разных местах, но все стадии и экземпляры одного вида были собираемы по возможности в одном и том же месте. Весь материал собран в природе. Подробные данные о месте и времени сбора для каждого вида были уже приведены автором в другой работе [Шпет (14)]. Для сокращения здесь мы их опускаем.

Для определения отдельных видов, в особенности в молодых личиночных стадиях, первое время автор пользовался любезной помощью ортоптеролога В. М. Дирша. Материал сохранялся или в спирту или в формалине. Формалин лучше: насекомые в формалине затвердевают и затем измеряются с большей легкостью. Определение каждого возраста у различных видов в первое время затруднительно. Следует отделить самцов от самок и только после этого определять возрасты для каждого пола отдельно. При таком условии мы, имея навык, сравнительно легко можем определить возрастной состав всего нашего материала. У всех видов, исследованных автором, самцов легко отличить от самок даже в первом возрасте [Шпет (12)].

Для настоящей работы было измерено по 25 экземпляров каждой стадии каждого вида. Этого количества вполне достаточно, если мы примем во внимание малую изменчивость насекомых, в частности Orthoptera [Шпет (15)]. Для измерения употреблялись только самки. Самцы и самки Orthoptera имеют различные вторичные половые признаки. Эти признаки выражены хотя бы в меньшем размере тела самцов. Рост самцов менее правилен, чем рост самок. Мы наблюдаем задержку в росте большей части органов у самцов. Реже наблюдается повышенная стимуляция роста некоторых органов самцов. Эти изменения в росте самцов начинаются только в последних возрастах. Рост самок значительно более правилен [Шпет (12, 13), Шпет и Шапошников (17)]. Эти соображения показывают, что при сравнении

систематических различий лучше пользоваться одним полом. Мы не будем смешивать вторичные половые признаки и систематические признаки. Самки с их более правильным ростом более подходят для такой цели.

На каждом экземпляре было проделано в среднем десять примеров: 1) ширина головы, 2) ширина переднеспинки, 3) расстояние между килями переднеспинки, 4) длина переднеспинки, 5) длина бедра задней ноги, 6) длина антенны, 7) и 8) длина крыльев первой и второй пары, 9) длина бедра передней ноги, 10) длина бедра средней ноги, 11) ширина бедра задней ноги, 12) длина cerci (у черного таракана). Парные органы измерялись на правой стороне. Для измерений бралась наибольшая длина и ширина для всех органов, исключая признак третий. Измерения проделаны с помощью объект-микрометра под бинокулярной лупой. Точность в общем достигала 0,1 и 0,05 мм. Общее количество измерений, сделанных для настоящей работы, около 12 000. Каждый экземпляр препарировался иглами. Каждый орган отделялся от тела и только после этого измерялся. Этим путем были достигнуты наилучшие условия для точности измерений. Были приняты меры, чтобы весь материал измерялся при строго сходных условиях. Мы не будем углубляться в детали техники. Эти детали могут быть найдены в предыдущей работе автора [Шпет (12)]. Данные измерений были обработаны биометрически. Для этой цели использованы главным образом работы Шмальгаузена (8) и руководства по вариационной статистике.

3. ОПИСАНИЕ ТАБЛИЦ

В таблицах 1—8 даны средние (M) с их ошибками $\left(m = \frac{\sigma}{\sqrt{n}}\right)$ для исследованных восьми видов.

Таблицы дают $M \pm m$ для всех измеренных признаков и возрастов. Как выше указано, средние и их ошибки вычислены на основании измерения 25 экземпляров. Только в некоторых случаях были допущены исключения.

Для четвертой стадии Acridium bipunctatum было собрано и измерено только 16 экземпляров. Для Ac. bipunctatum были собраны только четыре последние стадии (включая взрослую форму). Номера стадий (в табл. 7) взяты в скобки. Это значит, что нельзя было точно назвать номер каждой стадии, так как неизвестно точно, сколько первых стадий (одна или две) не было собрано. Все собранные стадии были последовательными стадиями без перерывов. Таблица 8 дает $M \pm m$ для Acridium subulatum. Для этого вида были измерены те же признаки, что и для A. bipunctatum. Измерены только три последних возраста. Общее число возрастов также точно неизвестно. Для вычисления средних (MM) в третьем (условно третьем) возрасте A. bipunctatum было собрано и измерено только восемь экземпляров. Ошибки этих величин не вычислялись. Точность этих средних не велика. Для Oedipoda coerulescens (табл. 6) признак 9—длина бедра средней пары ног — измерен только в трех последних стадиях.

В таблицах 9—16 приведены квотиенты (qq), вычисленные по формуле Шмальгаузена:

$$\frac{\log v - \log v_0}{\log w - \log w_0} = \frac{k}{k_1} = q.$$

Это общая формула относительной скорости роста. Она может быть применена и для «линейного» роста (линейных измерений).

$$q = \frac{\log l_1 - \log l}{\log L_1 - \log L}$$

Таблица 1. Blatta orientalis. Средние и их ошибки ($M \pm m$) для всех измеренных признаков и стадий.

Признак \ Стадия	1-я стадия	2-я стадия	3-я стадия	4-я стадия	5-я стадия	6-я стадия	7-стадия
1. Ширина головы . . .	1,487 ± 0,0184	1,823 ± 0,0106	2,180 ± 0,0209	2,714 ± 0,0413	3,484 ± 0,0234	4,032 ± 0,0251	4,468 ± 0,0365
2. Ширина переднеспинки	2,588 ± 0,0414	3,379 ± 0,0222	4,166 ± 0,0406	5,444 ± 0,0880	7,360 ± 0,0574	8,684 ± 0,0614	9,940 ± 0,0822
4. Длина переднеспинки	1,669 ± 0,0251	2,163 ± 0,0143	2,629 ± 0,0266	3,428 ± 0,0524	4,644 ± 0,0340	5,540 ± 0,0431	6,420 ± 0,0552
5. Длина бедра задней ноги	1,911 ± 0,0299	2,416 ± 0,0152	2,923 ± 0,0228	3,778 ± 0,0535	5,068 ± 0,0411	6,100 ± 0,0525	7,176 ± 0,0605
6. Длина антенны . . .	7,644 ± 0,1293	9,332 ± 0,1053	11,760 ± 0,1556	14,192 ± 0,1835	20,040 ± 0,3042	23,230 ± 0,2190	28,260 ± 0,3134
7. Длина крыла первой пары	1,105 ± 0,0228	1,521 ± 0,0123	1,998 ± 0,0225	2,632 ± 0,0462	3,628 ± 0,0318	4,412 ± 0,0295	6,044 ± 0,0896
8. Длина крыла второй пары	0,987 ± 0,0213	1,373 ± 0,0117	1,826 ± 0,0237	2,444 ± 0,0404	3,468 ± 0,0343	4,116 ± 0,0348	4,136 ± 0,0438
9. Длина бедра средней ноги	1,597 ± 0,0236	2,034 ± 0,0149	2,450 ± 0,0217	3,158 ± 0,0444	4,268 ± 0,0356	5,104 ± 0,0436	5,964 ± 0,0562
10. Длина бедра передней ноги	1,398 ± 0,0195	1,735 ± 0,0119	2,095 ± 0,0186	2,687 ± 0,0363	3,544 ± 0,0247	4,204 ± 0,0302	4,816 ± 0,0437
12. Длина cerci	0,957 ± 0,0191	1,218 ± 0,0129	1,459 ± 0,0138	1,909 ± 0,0301	2,508 ± 0,0246	2,912 ± 0,0363	3,392 ± 0,0226

Таблица 2—3. Chorthippus parallelus (p) и Ch. albomarginatus (a). Средние и их ошибки ($M \pm m$) для всех измеренных признаков и стадий

	1. Ширина головы	2. Ширина переднеспинки	3. Расстояние между килями переднеспинки	4. Длина переднеспинки	5. Длина заднего бедра	6. Длина антенны	7. Длина крыла первой пары	8. Длина крыла второй пары
1-я стадия p . . .	1,326 ± 0,0120	1,358 ± 0,0106	0,772 ± 0,0080	0,948 ± 0,0087	3,010 ± 0,0254	1,702 ± 0,0173	0,744 ± 0,0085	0,632 ± 0,0080
a . . .	1,116 ± 0,0139	1,182 ± 0,0141	0,688 ± 0,0110	0,846 ± 0,0150	2,586 ± 0,0485	1,388 ± 0,0212	0,60[illegible] ± 0,0113	0,535 ± 0,0110
2-я стадия p . . .	1,682 ± 0,0113	1,720 ± 0,0152	0,892 ± 0,0094	1,416 ± 0,0139	4,400 ± 0,0[illegible]37	2,376 ± 0,0224	1,036 ± 0,0115	0,894 ± 0,0089
a . . .	1,418 ± 0,0102	1,462 ± 0,0152	0,830 ± 0,0075	1,286 ± 0,0125	3,858 ± 0,0270	1,922 ± 0,0224	0,978 ± 0,0117	0,870 ± 0,0098
3-я стадия p . . .	2,028 ± 0,0133	2,050 ± 0,0177	0,928 ± 0,0136	2,078 ± 0,0[illegible]06	6,196 ± 0,0541	3,344 ± 0,0286	1,696 ± 0,0144	1,418 ± 0,0139
a . . .	1,806 ± 0,0113	1,936 ± 0,0222	1,044 ± 0,0120	2,052 ± 0,0184	5,644 ± 0,0528	2,894 ± 0,0349	1,948 ± 0,0178	1,768 ± 0,0171
4-я стадия p . . .	2,528 ± 0,0139	2,620 ± 0,0243	1,116 ± 0,0106	2,918 ± 0,0[illegible]28	8,670 ± 0,0748	4,782 ± 0,0477	3,154 ± 0,0276	2,336 ± 0,0288
a . . .	2,234 ± 0,0157	2,430 ± 0,0[illegible]41	1,278 ± 0,0117	3,022 ± 0,0307	8,096 ± 0,0775	4,152 ± 0,0449	4,658 ± 0,0465	4,002 ± 0,0375
5-я стадия p . . .	3,000 ± 0,0198	3,060 ± 0,0293	1,390 ± 0,0248	3,590 ± 0,0299	11,610 ± 0,0862	6,720 ± 0,0603	6,590 ± 0,0959	3,690 ± 0,0515
a . . .	2,660 ± 0,0200	2,766 ± 0,0271	1,482 ± 0,0179	3,342 ± 0,0435	10,560 ± 0,1371	5,982 ± 0,0775	12,760 ± 0,1233	11,800 ± 0,1020

Таблица 4. Dociostaurus maroccanus. Средние и их ошибки ($M \pm m$) для всех измеренных признаков и стадий

Признак \ Стадия	1-я стадия	2-я стадия	3-я стадия	4-я стадия	5-я стадия	6-я стадия
1. Ширина головы	1,398 ± 0,0098	1,830 ± 0,0130	2,344 ± 0,0153	3,148 ± 0,0203	4,028 ± 0,0192	4,720 ± 0,0420
2. Ширина переднеспинки	1,369 ± 0,0231	1,960 ± 0,0228	6,660 ± 0,0367	3,860 ± 0,0219	4,870 ± 0,0564	5,510 ± 0,0539
3. Расстояние между килями переднеспинки	0,690 ± 0,0075	0,908 ± 0,0160	1,174 ± 0,0184	1,632 ± 0,0305	2,204 ± 0,0280	2,480 ± 0,0398
4. Длина переднеспинки	0,998 ± 0,0062	1,588 ± 0,0212	2,528 ± 0,0295	4,252 ± 0,0335	6,004 ± 0,0490	6,140 ± 0,0665
5. Длина бедра задней ноги	2,926 ± 0,0130	4,348 ± 0,0365	6,244 ± 0,0460	9,350 ± 0,0469	13,530 ± 0,0840	16,280 ± 0,2016
6. Длина антенны	1,588 ± 0,0136	2,236 ± 0,0195	3,228 ± 0,0283	4,676 ± 0,0389	6,710 ± 0,0541	9,190 ± 0,1055
7. Длина крыла первой пары	0,616 ± 0,0078	1,080 ± 0,0147	1,670 ± 0,0237	4,012 ± 0,0198	9,520 ± 0,0582	28,440 ± 0,3228
8. Длина крыла второй пары	0,556 ± 0,0061	0,952 ± 0,0091	1,582 ± 0,0091	3,624 ± 0,0228	8,200 ± 0,0566	27,520 ± 0,3572
9. Длина бедра средней ноги	1,073 ± 0,0070	1,568 ± 0,0169	2,214 ± 0,0216	3,316 ± 0,0224	4,688 ± 0,0284	5,600 ± 0,0616

Таблица 5. Locusta migratoria. Средние и их ошибки ($M \pm m$) для всех измеренных признаков и стадий

Признак \ Стадия	1-я стадия	2-я стадия	3-я стадия	4-я стадия	5-я стадия	6-я стадия
1. Ширина головы	1,668 ± 0,0176	2,640 ± 0,0123	3,388 ± 0,0261	4,340 ± 0,0277	5,870 ± 0,0377	7,130 ± 0,0723
2. Ширина переднеспинки	1,836 ± 0,0193	3,152 ± 0,0205	4,088 ± 0,0332	5,480 ± 0,0508	7,430 ± 0,0480	8,780 ± 0,0931
4. Длина переднеспинки	1,236 ± 0,0299	2,680 ± 0,0215	4,424 ± 0,0510	6,800 ± 0,0529	10,340 ± 0,0870	10,390 ± 0,1322
5. Длина бедра задней ноги	3,946 ± 0,0345	6,056 ± 0,0310	8,760 ± 0,0700	12,260 ± 0,0943	18,820 ± 0,1179	25,820 ± 0,3826
6. Длина антенны	2,536 ± 0,0303	4,024 ± 0,0372	5,468 ± 0,0523	7,850 ± 0,0883	11,430 ± 0,1094	15,250 ± 0,1944
7. Длина крыла первой пары	0,772 ± 0,0163	1,524 ± 0,0124	2,412 ± 0,0155	5,512 ± 0,0424	15,200 ± 0,0898	54,500 ± 0,5516
8. Длина крыла второй пары	0,718 ± 0,0102	1,386 ± 0,0104	2,214 ± 0,0169	4,904 ± 0,0390	13,180 ± 0,0686	52,300 ± 0,4850
9. Длина бедра средней ноги	1,562 ± 0,0172	2,628 ± 0,0202	3,778 ± 0,0302	5,132 ± 0,0399	7,720 ± 0,0571	9,630 ± 0,0907

[Шмальгаузен (8)]. Эта формула дает нам возможность сравнить прирост одного органа с таким же приростом другого органа между соседними стадиями. Для вычисления прироста между двумя соседними стадиями мы употребляем вместо разницы средних ($M_1 - M$) разницу логарифмов этих средних. Подробные указания о пользовании этой формулой см. в работе Шпет (12).

Если оба сравниваемых органа имеют одинаковый прирост, то квотиенты (*qq*) будут равны 1. Если один орган растет быстрее или медленнее, чем другой, квотиенты будут больше или меньше 1.

Величины относительной скорости роста *qq* покажут нам, является ли рост органов, которые мы сравниваем, пропорциональным или диспропорциональным. Подробнее этот вопрос будет освещен в дальнейшем.

В таблицах 9 — 16 рост всех органов каждого вида сравнивается с ростом бедра задней ноги того же вида. Бедро обладает довольно правильным ростом среди изученных органов, поэтому оно избрано в качестве стандарта, с которым сравнивается рост других органов. В таблицах 9—16 даны величины *qq* для всех стадий и признаков, которые были изучены ($q_1 - q_n$), и кроме того общее q для сравнения всего прироста (от первой до последней стадии) данного органа с таким же самым приростом бедра. Это общее q стоит справа от фигурных скобок. Таблицы 15—16 даны для Acridium bipunctatum и subulatum; эти две таблицы кратки соответственно с неполным количеством исследованных стадий. Номера величин *qq* (q_1, q_2, q_3) в этих таблицах относятся к последним стадиям, которые были исследованы. Номера эти условны, поскольку первые стадии не были измерены и число их неизвестно точно.

Таблица 6. Oedipoda coerulescens. Средние и их ошибки ($M \pm m$) для всех измеренных признаков и стадий

	1-я стадия	2-я стадия	3-я стадия	4-я стадия	5-я стадия
1. Ширина головы	1,434 ± 0,0116	1,840 ± 0,0098	2,432 ± 0,0226	2,938 ± 0,0183	3,458 ± 0,0248
2. Ширина переднеспинки	1,382 ± 0,0154	1,826 ± 0,0145	3,252 ± 0,0424	3,900 ± 0,0404	4,460 ± 0,0480
4. Длина переднеспинки	1,020 ± 0,0120	1,526 ± 0,0090	3,636 ± 0,0380	5,032 ± 0,0705	5,326 ± 0,0743
5. Длина бедра задней ноги	2,914 ± 0,0310	4,256 ± 0,0225	6,888 ± 0,0580	9,420 ± 0,1093	12,360 ± 0,1069
6. Длина антенны	1,618 ± 0,0185	2,280 ± 0,0268	3,330 ± 0,0487	4,886 ± 0,0709	7,350 ± 0,0999
7. Длина крыла первой пары	0,560 ± 0,0106	0,810 ± 0,0094	2,956 ± 0,0367	6,820 ± 0,0871	20,470 ± 0,1785
8. Длина крыла второй пары	0,520 ± 0,0085	0,748 ± 0,0091	2,630 ± 0,0291	5,792 ± 0,0548	19,250 ± 0,1625
9. Длина бедра средней ноги	—	—	2,416 ± 0,0235	3,424 ± 0,0299	4,592 ± 0,0457

Общий анализ

Вопрос об образовании систематических различий будет разобран главным образом на основании работ Шмальгаузена (7—11), в особенности на основании его работы о пропорциональном и диспропорциональном росте. Шмальгаузен отличает два основных типа роста: а) экспоненциальный рост и б) параболический рост. В дальнейшем

Таблица 7. Acridium bipunctatum. Средние и их ошибки ($M \pm m$) для всех измеренных признаков и стадий

Признак \ Стадия	2-я стадия	3-я стадия	4-я стадия	5-я стадия
1. Ширина головы .	1,102 ± 0,0067	1,283 ± 0,0055	1,522 ± 0,0117	1,772 ± 0,0102
2. Ширина переднеспинки	1,526 ± 0,0188	1,870 ± 0,0172	2,227 ± 0,0323	2,562 ± 0,0190
3. Расстояние между килями переднеспинки	0,641 ± 0,0099	0,745 ± 0,0132	0,912 ± 0,0128	1,109 ± 0,0120
4. Длина переднеспинки	3,138 ± 0,0309	4,300 ± 0,0410	5,850 ± 0,0545	8,504 ± 0,0739
5. Длина бедра задней ноги	2,738 ± 0,0192	3,600 ± 0,0297	4,719 ± 0,0655	6,072 ± 0,0448
6. Длина антенны .	1,578 ± 0,0127	1,996 ± 0,0172	2,394 ± 0,0263	3,072 ± 0,0337
7. Длина крыла первой пары . . .	0,378 ± 0,0097	0,678 ± 0,0093	1,138 ± 0,0167	1,964 ± 0,0242
8. Длина крыла второй пары . .	0,611 ± 0,0135	1,221 ± 0,0145	2,644 ± 0,0175	5,188 ± 0,072
9. Длина бедра средней ноги	1,098 ± 0,0078	1,434 ± 0,0093	1,859 ± 0,0125	2,390 ± 0,0152
10. Ширина бедра задней ноги . . .	1,209 ± 0,0119	1,525 ± 0,0143	1,847 ± 0,0149	2,166 ± 0,0160

он отличает гомономный рост, когда все части организма растут с одинаковой скоростью, и гетерономный рост, как обычный диференциальный рост Metazoa, когда различные части тела организма имеют различную скорость роста. Гетерономный рост может быть автономным и автоморфным. Мы будем иметь автономный рост, если различные части приобретают с самого начала различные скорости роста и автоморфный рост, когда рост отдельных частей изменяется только вторичным путем в результате начинающихся процессов диференциации.

Таблица 8. Acridium subulatum. Средние и их ошибки ($M \pm m$) для всех измеренных признаков и стадий

Признак \ Стадия	3-я стадия	4-я стадия	5-я стадия
1. Ширина головы	1,278	1,482 ± 0,0068	1,689 ± 0,0093
2. Ширина переднеспинки	1,838	2,134 ± 0,0190	2,418 ± 0,0159
3. Расстояние между килями переднеспинки	0,850	1,015 ± 0,0070	1,210 ± 0,0102
4. Длина переднеспинки	4,763	6,828 ± 0,0337	12,520 ± 0,0882
5. Длина бедра задней ноги	3,888	5,062 ± 0,0456	6,296 ± 0,0322
6. Длина антенны	2,338	2,658 ± 0,0303	3,080 ± 0,0247
7. Длина крыла первой пары . . .	0,809	1,454 ± 0,0137	2,444 ± 0,0228
8. Длина крыла второй пары . . .	1,613	3,480 ± 0,0141	11,110 ± 0,0838
9. Длина бедра средней ноги . . .	1,169	1,892 ± 0,0132	2,330 ± 0,0200
10. Ширина бедра задней ноги . . .	1,409	1,722 ± 0,0127	1,842 ± 0,0172

Шмальгаузен нашел, что «рост в целом (если отсутствуют особые влияния) окончательно определяется двумя факторами: а) фактор массы—m, который зависит от размеров закладки и определяет также абсолютную величину прироста тела в единицу времени, и б) фактор интенсивности k—константа роста, которая непосредственно определяет скорость роста». Шмальгаузен в той же работе дает формулы для сравнения роста различных частей организма. Такое сравнение может служит также для изучения систематических различий. Шмальгаузен изучал на основании своих исследований пропорционального и диспропорционального роста развитие систематических различий в размерах тела у птиц (см. введение). Он работал с позвоночными, которые имеют параболический рост. Однако основные соображения Шмальгаузена могут быть применены также и к росту, имеющему

Таблица 9. Blatta orientalis. Величины относительной скорости роста (qq) различных признаков к росту бедра задней ноги

1. Ширина головы

$q_1 = 0{,}869$
$q_2 = 0{,}939$
$q_3 = 0{,}854$
$q_4 = 0{,}850$
$q_5 = 0{,}788$
$q_6 = 0{,}632$
} $q = 0{,}832$

2 Ширина переднеспинки

$q_1 = 1{,}137$
$q_2 = 1{,}099$
$q_3 = 1{,}043$
$q_4 = 1{,}026$
$q_5 = 0{,}893$
$q_6 = 0{,}832$
} $q = 1{,}017$

4. Длина переднеспинки

$q_1 = 1{,}106$
$q_2 = 1{,}0$[illegible]4
$q_3 = 1{,}034$
$q_4 = 1{,}033$
$q_5 = 0{,}952$
$q_6 = 0{,}908$
} $q = 1{,}018$

6. Длина антенны

$q_1 = 0{,}851$
$q_2 = 1{,}214$
$q_3 = 0{,}724$
$q_4 = 1{,}182$
$q_5 = 0{,}797$
$q_6 = 1{,}207$
} $q = 0{,}988$

7. Длина крыла первой пары

$q_1 = 1{,}363$
$q_2 = 1{,}432$
$q_3 = 1{,}074$
$q_4 = 1{,}092$
$q_5 = 1{,}0$[illegible]6
$q_6 = 1{,}937$
} $q = 1{,}284$

8. Длина крыла второй пары

$q_1 = 1{,}408$
$q_2 = 1{,}497$
$q_3 = 1{,}136$
$q_4 = 1{,}191$
$q_5 = 0{,}924$
$q_6 = 0{,}030$
} $q = 1{,}083$

9. Длина бедра средней ноги

$q_1 = 1{,}032$
$q_2 = 0{,}977$
$q_3 = 0{,}989$
$q_4 = 1{,}025$
$q_5 = 0{,}965$
$q_6 = 0{,}959$
} $q = 0{,}996$

10. Длина бедра передней ноги

$q_1 = 0{,}921$
$q_2 = 0{,}990$
$q_3 = 0{,}970$
$q_4 = 0{,}942$
$q_5 = 0{,}921$
$q_6 = 0{,}837$
} $q = 0{,}935$

12. Длина придатков

$q_1 = 1{,}028$
$q_2 = 0{,}948$
$q_3 = 1{,}048$
$q_4 = 0{,}929$
$q_5 = 0{,}806$
$q_6 = 0{,}939$
} $q = 0{,}956$

постоянную скорость. В последнем случае сравнение роста различных частей тела даже легче, чем в случае параболического роста. Действительно в случае параболического роста, если мы сравниваем скорость роста двух органов тела, мы можем получить различные ско-

3. Расстояние между килями переднеспинки

$$\left.\begin{array}{l} q_1 = 0,693 \\ q_2 = 0,710 \\ q_3 = 0,816 \\ q_4 = 0,813 \\ q_5 = 0,638 \end{array}\right\} q = 0,745$$

4. Длина переднеспинки

$$\left.\begin{array}{l} q_1 = 1,173 \\ q_2 = 1,285 \\ q_3 = 1,288 \\ q_4 = 0,934 \\ q_5 = 0,121 \end{array}\right\} q = 1,059$$

8. Длина крыла второй пары

$$\left.\begin{array}{l} q_1 = 1,358 \\ q_2 = 1,403 \\ q_3 = 2,053 \\ q_4 = 2,210 \\ q_5 = 6,544 \end{array}\right\} q = 2,273$$

9. Длина бедра средней ноги

$$\left.\begin{array}{l} q_1 = 0,958 \\ q_2 = 0,953 \\ q_3 = 1,000 \\ q_4 = 0,937 \\ q_5 = 0,961 \end{array}\right\} q = 0,963$$

ном росте обоих видов, пользуясь величинами относительной скорости роста (qq), полученными внутри каждого вида, мы не можем определить, какая из этих только что названных причин послужила к диференцировке обоих видов. Каким же образом определить факторы, вызывающие количественные различия в размерах тела двух пропорционально растущих видов? Различия в величине закладок, продолжительности роста, а также в окончательных размерах мы можем определить непосредственно. Зная эти величины, мы можем определить и сравнительную общую скорость роста обоих видов. При этом мы можем встретиться с различными комбинациями указанных величин. Например, если величина общих закладок тела одинакова

Таблица 13. Locusta migratoria. Величины относительной скорости роста (qq) различных признаков к росту бедра задней ноги

1. Ширина головы

$$\left.\begin{array}{l} q_1 = 1,072 \\ q_2 = 0,676 \\ q_3 = 0,737 \\ q_4 = 0,705 \\ q_5 = 0,615 \end{array}\right\} q = 0,774$$

2. Ширина переднеспинки

$$\left.\begin{array}{l} q_1 = 1,262 \\ q_2 = 0,704 \\ q_3 = 0,870 \\ q_4 = 0,712 \\ q_5 = 0,528 \end{array}\right\} q = 0,833$$

4. Длина переднеспинки

$$\left.\begin{array}{l} q_1 = 1,807 \\ q_2 = 1,358 \\ q_3 = 1,279 \\ q_4 = 0,978 \\ q_5 = 0,015 \end{array}\right\} q = 1,133$$

6. Длина антенны

$$\left.\begin{array}{l} q_1 = 1,078 \\ q_2 = 0,831 \\ q_3 = 1,076 \\ q_4 = 0,877 \\ q_5 = 0,912 \end{array}\right\} q = 0,955$$

7. Длина крыла первой пары

$$\left.\begin{array}{l} q_1 = 1,588 \\ q_2 = 1,244 \\ q_3 = 2,459 \\ q_4 = 2,367 \\ q_5 = 4,041 \end{array}\right\} q = 2,267$$

8. Длина крыла второй пары

$$\left.\begin{array}{l} q_1 = 1,535 \\ q_2 = 1,269 \\ q_3 = 2,366 \\ q_4 = 2,307 \\ q_5 = 4,358 \end{array}\right\} q = 2,283$$

9. Длина бедра средней ноги

$$\left.\begin{array}{l} q_1 = 1,215 \\ q_2 = 0,983 \\ q_3 = 0,911 \\ q_4 = 0,953 \\ q_5 = 0,699 \end{array}\right\} q = 0,968$$

у сравниваемых видов, продолжительность роста также одинакова, а окончательные размеры вида А больше, чем вида В, естественно вывести, что А растет быстрее В. Возможны многочисленные иные комбинации, позволяющие нам так или иначе судить о сравнительной скорости роста.

Непропорциональный рост

Для нас существенно определить, в каких органах мы имеем непропорциональный рост обоих видов. Здесь незаменимы величины относительной скорости роста (*qq*), полученные «внутри» вида. Только изучение *qq* у обоих видов даст возможность сравнить скорость роста отдельных органов и учесть возможную постоянную специфи-

Таблица 14. Oedipoda coerulescens. Величины относительной скорости роста (*qq*) различных признаков к росту бедра задней ноги

1. Ширина головы

$q_1 = 0,658$, $q_2 = 0,579$, $q_3 = 0,604$, $q_4 = 0,600$ } $q = 0,609$

2. Ширина переднеспинки

$q_1 = 0,735$, $q_2 = 1,199$, $q_3 = 0,580$, $q_4 = 0,494$ } $q = 0,811$

4. Длина переднеспинки

$q_1 = 1,063$, $q_2 = 1,803$, $q_3 = 1,038$, $q_4 = 0,209$ } $q = 1,144$

6. Длина антенны

$q_1 = 0,905$, $q_2 = 0,787$, $q_3 = 1,225$, $q_4 = 1,503$ } $q = 1,047$

7. Длина крыла первой пары

$q_1 = 0,974$, $q_2 = 2,689$, $q_3 = 2,670$, $q_4 = 4,046$ } $q = 2,491$

8. Длина крыла второй пары

$q_1 = 0,960$, $q_2 = 2,612$, $q_3 = 2,522$, $q_4 = 4,421$ } $q = 2,499$

9. Длина бедра средней ноги

$q_1 =$ —, $q_2 =$ —, $q_3 = 1,114$, $q_1 = 1,081$

ческую скорость роста их, отличную от скорости роста других органов или специфические неправильности в скорости роста отдельных органов, т. е. диспропорциональный рост. При этом ценно то, что разница в возрасте и продолжительности роста сравниваемых видов не внесет ошибки, так как *qq* получены в пределах каждого вида.

Эти *qq* дадут нам возможность учесть различия в скорости роста отдельных органов, специфические для тех и других видов, т. е. ведующие к диференцировке систематических отличий.

Рассмотрим величины *qq*, полученные в пределах одного вида, без сравнения его с другими видами. При одинаковой скорости роста всех органов (случай пропорционального роста частей в пределах одного организма) мы, как говорилось выше, должны получить величины $qq = 1$ при сравнении роста двух любых органов. Однако при линейных измерениях это не будет так.

Таблица 15. Acridium bipunctatum. Величины относительной скорости (qq) различных признаков к росту бедра задней ноги

1. Ширина головы

$$\left.\begin{array}{l} q_1=0,749 \\ q_2=0,556 \\ q_3=0,631 \\ q_4=0,603 \end{array}\right\} q=0,631$$

2. Ширина переднеспинки

$$\left.\begin{array}{l} q_1=0,912 \\ q_2=0,743 \\ q_3=0,646 \\ q_4=0,556 \end{array}\right\} q=0,710$$

3. Расстояние между килями переднеспинки

$$\left.\begin{array}{l} q_1=0,469 \\ q_2=0,549 \\ q_3=0,747 \\ q_4=0,776 \end{array}\right\} q=0,637$$

4. Длина переднеспинки

$$\left.\begin{array}{l} q_1=1,058 \\ q_2=1,151 \\ q_3=1,137 \\ q_4=1,484 \end{array}\right\} =1,208$$

6. Длина антенны

$$\left.\begin{array}{l} q_1=0,614 \\ q_2=0,859 \\ q_3=0,\ 72 \\ q_4=0,989 \end{array}\right\} q=0,786$$

7. Длина крыла первой пары

$$\left.\begin{array}{l} q_1=1,765 \\ q_2=2,135 \\ q_3=1,913 \\ q_4=2,165 \end{array}\right\} q=2,001$$

8. Длина крыла второй пары

$$\left.\begin{array}{l} q_1=0,857 \\ q_2=2,529 \\ q_3=2,854 \\ q_4=2,674 \end{array}\right\} q=2,271$$

9. Длина бедра средней ноги

$$\left.\begin{array}{l} q_1=1,010 \\ q_2=0,975 \\ q_3=0,959 \\ q_4=0,997 \end{array}\right\} q=0,984$$

11. Ширина бедра задней ноги

$$\left.\begin{array}{l} q_1=1,108 \\ q_2=0,848 \\ q_3=0,708 \\ q_4=0,632 \end{array}\right\} q=0,817$$

В случае сравнительного роста головы и бедра мы имеем два органа, из которых один растет главным образом «линейно», другой возрастает в объеме более или менее равномерно. Поэтому qq, полученные путем сравнения роста, положим ширины головы и длины бедра, отличаются от единицы, нося более или менее постоянное значение. Непример, у Dociostaurus maroccanus линейное увеличение от стадии к стадии (так называемый квотиент Пржибрама, т. е. $\frac{M_1}{M}$) для головы в среднем около 1,26 (т. е. объем головы действительно увеличивается от линьки к линьке приблизительно в два раза). Такой же линейный прирост для бедра у того же Dociostaurus maroccanus в среднем около 1,44. Таким образом можно было бы предполагать, что скорость роста головы и бедра различна. Однако такое предположение неверно. Автор взвешивал различные органы и части тела марокской кобылки в последовательных возрастах и установил, что рост таких „длинных“ органов, как антенны и ноги, действительно пропорционален росту таких «коротких» органов, как голова. По общему объему первые не растут быстрее вторых [Шпет (16)]. С таким же успехом можно сравнить отношение абсолютных величин для ширины и длины бедра в начале и конце развития. Отношение будет меняться ввиду возрастания длины бедра.

Поэтому тот факт, что $qq>1$, в данном случае объясняется лишь разным характером роста указанных органов. При таких условиях, основываясь на линейных измерениях органов и вычисляя по ним

относительную скорость роста, довольно трудно было бы подметить специфическую скорость роста отдельных органов, если бы таковая и существовала, но не была бы сильно выражена.

Таблица 16. Acridium subulatum. Величины относительной скорости роста (qq) различных признаков к росту бедра задней ноги

1. Ширина головы

$q_1 = 0,561$, $q_2 = 0,600$ } $q = 0,578$

2. Ширина переднеспинки

$q_1 = 0,566$, $q_2 = 0,573$ } $q = 0,569$

3. Расстояние между килями переднеспинки

$q_1 = 0,672$, $q_2 = 0,806$ } $q = 0,733$

4. Длина переднеспинки

$q_1 = 1,365$, $q_2 = 2,779$ } $q = 2,005$

6. Длина антенны

$q_1 = 0,486$, $q_2 = 0,676$ } $q = 0,572$

7. Длина крыла первой пары

$q_1 = 2,222$, $q_2 = 2,381$ } $q = 2,294$

8. Длина крыла второй пары

$q_1 = 2,914$, $q_2 = 5,321$ } $q = 4,004$

9. Длина бедра средней ноги

$q_1 = 0,959$, $q_2 = 0,955$ } $q = 0,957$

11. Ширина бедра задней ноги

$q_1 = 0,760$, $q_2 = 0,414$ } $q = 0,556$

Для установления возможности специфической скорости роста отдельных органов нам могут служить величины qq, полученные „внутри" вида, при условии, что мы будем сравнивать их для гомологичных органов двух сравниваемых видов.

Если например для всех гомологичных органов обоих видов величины qq более или менее равны, а для какого-либо отдельного органа они неравны, то в последнем органе мы и имеем случай диспропорционального роста. Этот орган будет обладать у одного из сравниваемых видов отличной специфической скоростью роста или будет обладать специфическими неправильностями в скорости роста. Если этот орган обладает своей специфической постоянной скоростью роста, отличной от скорости роста органа, с которым мы его сравниваем, то величины qq для этого органа будут неодинаковы у обоих видов, но разница между ними будет более или менее постоянна от начала и до конца развития.

Если данный орган не обладает спицифической постоянной скоростью роста у одного из видов, но все же рост его в отдельных возрастах диспропорционален, то величины относительных скоростей роста (qq) для этого органа для обоих видов будут иметь неправильное соотношение. Обычно они будут одинаковы в начале развития, а затем с нарастающим влиянием специфической неправильности в скорости роста будут расходиться.

5. ЧАСТНЫЙ АНАЛИЗ ОБРАЗОВАНИЯ СИСТЕМАТИЧЕСКИХ РАЗЛИЧИЙ В РАЗВИТИИ ИЗУЧЕННЫХ ORTHOPTERA

В последующем анализе мы принимаем, что рост изученных форм обладает постоянной общей скоростью и закладка различных органов происходит более или менее одновременно. Краткость эмбрионального морфогенеза насекомых позволяет нам сделать последнее допущение без значительной ошибки. Кроме того при постоянной

общей скорости роста одновременность закладки органов не имеет существенного значения для проводимого нами сравнения роста отдельных органов.

Рассмотрим таблицы 9—16. Во всех таблицах, как выше объяснено, вычислена относительная скорость роста qq отдельных признаков каждого вида к росту бедра того же вида. По величинам qq изучим общий сравнительный характер роста различных видов. Для этого сравним величины qq для гомологичных органов всех изученных представителей.

Наиболее близки они безусловно у видов одного рода. Чтобы убедиться в этом, стоит сравнить табл. 10 с табл. 11 для двух видов рода Chorthippus и табл. 15 с табл. 16 для двух видов рода Acridium. Относительная скорость роста ширины головы (признак 1) у видов Chorthippus колеблется, как и для всех других признаков. Однако все же величины q_1—q_4 близки у обоих видов, и общее q (справа от скобки) особенно близко у обоих видов (0,604 и 0,617). То же самое можно сказать и относительно второго признака—ширины переднеспинки, у обоих видов мы наблюдаем приблизительно соответственное падение q_4 и большое сходство общей скорости роста (0,602 и 0,604). Следует только отметить падение q_2 у Ch. parallelus. Этому падению не соответствует поведение q_2 у Ch. aldomarginatus. Третий признак—расстояние между килями переднеспинки—имеет величины qq, также родственные у обоих видов. Однако соответственно ширине переднеспинки и расстояние между килями переднеспинки у Ch. parallelus претерпевает еще большую задержку в росте, выраженную в падении q_2.

Для длины переднеспинки q_2 у обоих видов повышено; q_4 падает у Ch. albomarginatus сильно, у Ch. parallelus в меньшей степени. Таким образом для последних трех признаков (2, 3 и 4) мы наблюдаем определенные специфические неправильности в скорости роста, ведущие к увеличению видов различий между обеими формами. В то же время общий характер роста остается пропорциональным у обоих видов.

Общий характер роста длины антенны также пропорционален у обоих видов. Только в конце роста антенны Ch. albomarginatus обнаруживают специфическую неправильность (повышение) в скорости роста. Сильное постепенное повышение q_1—q_4 мы наблюдаем для признаков 7 и 8—длины крыльев. Правда, здесь эти величины значительно ниже у Ch. parallelus, чем у Ch. albomarginatus, что находится в связи с укороченными крыльями у ♀♀ Ch. parallelus (вторичный половой признак этого вида).

Величины qq для гомологичных органов обоих видов рода Acridium (табл. 15 и 16) в целом тоже одного порядка. Правда, здесь больше различий, чем у видов рода Chorthippus. Величины qq для ширины головы, ширины переднеспинки и для расстояния между килями переднеспинки достаточно родственны у обоих видов. Четвертый признак—длина переднеспинки—имеет то общее для обоих видов, что q_1 выше 1 и q_4 (последнее) повышается по сравнению с q_2 и q_3. У других изученных прямокрылых мы последнего не наблюдали Рост четвертого признака приобретает усиливающуюся к концу специфическую неправильность в скорости — повышение. Это повышение сильнее выражено у A. subulatum. Соответственно этому длина переднеспинки у A. subulatum значительно большая, чем у A. bipunctatum. Признак шестой—длина антенны—имеет у обоих видов qq, не повышающиеся выше 1, как это характерно для большинства других видов. Соответственно этому антенны у Acridium сравнительно короткие. Для длины антенн A. bipunctatum имеет qq, в общем более высокие, чем A. subulatum. Однако q_1 и q_3 A. bipunctatum мало отличаются от q_4 у A. subulatum.

К сожалению у A. subulatum измерено малое число возрасто . В данном случае мы не видим достаточного основания говорить о постоянной более высокой скорости роста антенн у A. bipunctatum. Однако неправильности в скорости роста антенны налицо, и возможно, что общая сумма их сообщает большую скорость роста антеннам A. bipunctatum. Для признака седьмого—длины первой пары крыльев—характерны для обоих видов высокие qq, не повышающиеся резко в q_4 (последнем), как характерно для всех остальных исследованных видов. Это ведет к сравнительному укорочению первой пары крыльев у Acridium, вторая пара крыльев у A. bipunctatum тоже не испытывает повышения скорости роста в конце развития, но у A. sublatum имеется обычное повышение. Соответственно с этим отличаются и окончательные размеры в длине второй пары крыльев обоих видов. Для признака девятого—длины бедра средней ноги—величины qq весьма близки у обоих видов. Признак десятый—ширина бедра задней ноги—имеет величины qq, более отличные у обоих видов, хотя и одного в общем типа.

Для ширины бедра мы наблюдаем закономерное падение величин qq, которое прекрасно согласуется с преимущественным ростом бедра в длину. В целом мы несомненно можем сказать, что как рост обоих видов Chorthippus, так и рост обоих видов Acridium пропорционален. Только в отдельных признаках и притом в отдельных возрастах рост этот непропорционален.

Сравним теперь те же величины qq для рода Chorthippus и рода Dociostaurus (табл. 12 для Doc. maroccanus). Здесь мы наблюдаем уже меньшее совпадение величин qq для гомологичных органов. Величины qq для ширины головы, для ширины переднеспинки и расстояния между килями у Dociostaurns сохраняют между собой то же соотношение (смотреть q справа от скобок), что и у Chorthippus. qq ниже всего для третьего признака, выше для второго и еще выше для четвертого. Таким образом рост этих признаков пропорционален между собой у сравниваемых родов. Однако рост второго, третьего и четвертого признаков у Dociostaurus имеет скорость относительно более высокую, чем у Chorthippus. Только для признака четвертого разница общего q менее велика (0,976 и 1,059); это объясняется чрезвычайно сильным падением скорости роста длины переднеспинки, специфическим для последней стадии Dociostaurus. Сравнение роста антенн у Chorthippus и Dociostaurus указывает на общую пропорциональность роста. Только q_5 у Dociostaurus очень велико. Здесь мы видим неправильность в росте, сильное повышение его, специфическое для Dociostaurus. Величины qq для длины крыльев Dociostaurus имеют очень сходный характер с таковыми для Ch. albomarginatus. Величины qq для крыльев Ch. parallelus мы не будем сравнивать с таковыми для Doc. maroccanus ввиду особого характера крыльев Ch. parallelus (половой диморфизм). В целом все-таки величины qq для гомологичных органов Chorthippus и Dociostaurus имеют один тип. И если для большинства признаков D. maroccanus они несколько выше, чем у Chorthippus, то это указывает только на то, что очевидно бедро, с которым мы сравниваем все органы, растет у D. maroccanus медленнее, чем у Chorthippus.

Если например сравнивать рост ширины головы D. maroccanus и Chorthippus, то выделяются значительно более высокие q_3 и q_5 у Dociostaurus. Если принять во внимание более медленный рост бедра Dociostaurus, то q_1 и q_4 для ширины головы Dociostaurus не будут существенно отличаться от величины qq у Chorthippus, а q_3 и q_5 у Dociostaurus может быть будут указывать на неправильности в скорости роста (повышение) в соответствующих возрастах Dociostaurus. В целом рост признаков обоих родов пропорциональный.

Сравним теперь рост Dociostaurus с ростом Locusta (таблица 13— для L. migratoria). Рост представителей этих двух родов различен в большей степени, чем рост двух только что разобранных. Для ширины головы у D. maroccanus мы имеем более или менее одинаковые q_1—q_4, а q_5 повышается. Для L. migratoria q_2—q_4 сходны с таковыми у D. maroccanus. Однако q_1 у L. migratoria значительно выше, а q_5 падает по сравнению с q_2—q_4; сходное соотношение наблюдается и для ширины переднеспинки (признак второй). Общий характер роста длины переднеспинки сходен у обоих родов. Однако рост у Locusta опять-таки быстрее вначале и сильнее падает в конце (q_1 и q_5). Признак шестой—длина антенны—имеет также высокое q_1 и низкое q_5 у саранчи по сравнению с Dociostaurus. Признаки седьмой и восьмой длина—первой и второй пары крыльев—растут сходно у обоих родов. Обратим внимание только на то, что для седьмого и восьмого признаков q_1 у Locusta больше, чем у Dociostaurus, а в последнем q (q_5) это отношение меняется на обратное; q_5 меньше у Locusta, чем у Dociostaurus. В признаке девятом—длина бедра средней ноги— мы опять, как и во всех других признаках, наблюдаем относительно более выское q_1 и более низкое q_5 у Locusta. Последняя закономерность ясно указывает на то, что только один признак, именно наш стандарт—длина заднего бедра—растет у Locusta непропроционально росту длины бедра у Dociostaurus. Именно у Locusta заднее бедро растет вначале очень медленно и в конце очень быстро. Диспорпорциональность в росте остальных признаков у обоих родов носит более незначительный характер—общие qq (справа от скобок) близки у обоих родов. Если принять во внимание особенность роста нашего стандарта, то рост всех признаков в целом носит родственный сравнительный характер у обоих родов, т. е. и здесь мы должны признать пропорциональный общий характер роста обоих видов и неправильности роста вторичного характера.

Сравним рост Oedipoda (табл. 14) с ростом например Dociostaurus. Величины qq для различных признаков в целом сохраняют сходное значение у обоих родов. Здесь и там они наиболее низки для ширины головы, выше для ширины переднеспинки, еще выше для длины переднеспинки и для длины антенн. Крылья имеют также сходный тип роста. Таким образом рост тела в целом, поскольку его характеризуют измеренные разнообразные признаки, является пропорциональным у обоих родов. Однако здесь в то же время приходится отметить и много частных различий, специфических для роста сравниваемых форм. Так, ширина головы вначале растет пропорционально у обеих форм (q_1), затем рост ее у Dociostaurus значительно повышается, а у Oedipoda остается белее или менее равномерным. Общая скорость роста ширины переднеспинки одинакова у обоих родов (q—справа от скобок), однако скорость роста в течение развития у обоих родов подвержена большим колебаниям. Для представителей обоих родов одинаково характерно более или менее сильное поднятие q_2—q_3 и падение роста в конце развития(qq—последние). Для длины переднеспинки опять-таки у обоих родов характерно поднятие q_2—q_3 и падение q последнего, но степень поднятия и падения уже неодинаковы у того и другого рода. Общая скорость роста длины антенны близка у Dociostaurus и Oedipoda (q общее = 1,047 и 1,023), однако в течение роста много колебаний у представителей обоих родов. Общим признаком является сильное ускорение роста антенн по сравнению с ростом бедра в конце развития. Судя по величинам qq крылья Oedipoda от начала и до конца растут медленнее крыльев Dociostaurus. Все же говорить о постоянно i более высокой скорости роста крыльев у Dociostaurus, специфической для этого органа, трудно. Рост крыльев является слишком своеобразным и неправильным.

Приблизительно такой же результат, как и для двух предыдущих родов, дает сравнительный анализ роста рода Acridium и например рода Chorthippus. Общее соотношение величин qq для различных органов говорит об общей пропорциональности роста обоих родов, но в росте отдельных органов мы находим постоянные неправильности, различные у сравниваемых родов. Более подробный анализ роста Acridium и Chorthippus уже дан при сравнении видов каждого рода. Между прочим у Acridium скорость роста антенн повидимому вообще ниже скорости роста ее у Chorthippus.

Для роста черного таракана (табл. 9) характерны высокие qq для первого, второго и четвертого признаков. Причина высоких qq для этих признаков несомненно лежит в более медленном росте бедра черного таракана, чем это наблюдалось у предыдущих форм. Если исключить эту причину и сравнить характер роста гомологичных признаков у Blatta и предыдущих видов, то общий характер роста будет сходен. Для ширины головы черного таракана величины qq, как и для других форм, особенно низки. Последнее q (q_6), как и в большинстве случаев, падает по сравнению с предыдущими qq. Для ширины переднеспинки величины qq, так же как и обычно, падают к концу. То же надо отметить и для длины переднеспинки. Однако для длины переднеспинки мы не имеем характерного для большинства видов резкого падения последнего q (q_6) и повышения q_2—q_3. У Blatta рост антенны обладает характерными колебаниями. Он дает величины qq то выше, то соответственно ниже единицы через один возраст. То же колебание наблюдается и у самцов [Шпет и Шапошников (17)]. Общий характер роста антенн Blatta пропорционален таковому у Chorthippus—там и здесь рост начинается и заканчивается сходными величинами.

Рост седьмого и восьмого признаков Blatta (длина крыльев) трудно сравнивать с ростом крыльев у других форм. Крылья у ♀♀ черного таракана рудиментарны, как и у ♀♀ Chort. parallelus (половой диморфизм). Сравнительно низкие qq в конце развития для крыльев Blatta и Chort. parallelus зависят от причин, вызывающих половой диморфизм. У самцов этих насекомых qq мало отличаются от общего типа. Если мы возьмем соответствующие величины у ♂♂ таракана, где крылья более нормальны, то увидим, что общий характер их роста тот же, что и у предыдущих видов. Величины qq для девятого признака—длины бедра средней ноги—говорят о большом сходстве его роста с ростом бедра задней ноги.

Признак седьмой, крыло первой пары

$$\left.\begin{array}{l} q_1 = 1,258 \\ q_2 = 1,516 \\ q_3 = 1,164 \\ q_4 = 1,273 \\ q_5 = 1,455 \\ q_6 = 1,511 \end{array}\right\} \quad q = 1,921$$

Признак восьмой, крыло второй пары

$$\left.\begin{array}{l} q_1 = 1,258 \\ q_2 = 1,572 \\ q_3 = 1,243 \\ q_4 = 1,272 \\ q_5 = 1,347 \\ q_6 = 3,747 \end{array}\right\} \quad q = 1,674$$

Если принять во внимание медленный рост нашего стандарта—длины бедра задней ноги у таракана—и сделать указанную поправку относительно крыльев, то общий рост черного таракана опять-таки пропорционален таковому предыдущих форм.

Правда, все-таки величины qq для ширины головы и переднеспинки останутся слишком велики по сравнению хотя бы с величинами qq для длины переднеспинки того же таракана. Вообще говоря, это указывает уже не на неправильность в скорости роста, а на постоянную специфическую разницу в скорости роста ширины переднеспинки, с одной стороны, таракана, а с другой—других изученных Orthoptera.

Но верно ли это? Ширина переднеспинки у таракана сильно отличается от такого же признака у исследованных Acrididae. У первого переднегрудь широкая, плоская, у вторых более или менее цилиндрическая; разница в скорости роста таким образом всецело может быть сведена здесь к разному типу роста различных по форме органов (подробнее см. выше).

Подведем некоторые итоги. Приведенный сравнительный анализ роста показывает, что изученные формы в общем растут пропорционально одна другой. Возьмем отдельные органы: в росте ширины головы могут быть специфические неправильности в скорости роста у отдельных видов, но едва ли мы можем указать на постоянную специфическую скорость роста, неодинаковую у разных видов.

Рост ширины головы, ширины переднеспинки, длины переднеспинки и расстояния между килями переднеспинки в своем соотношении сходен у всех видов. Указанные части в общем растут пропорционально у разных видов. Однако важно отметить характерные диспропорциональности роста второго, третьего и четвертого признаков в некоторых возрастах у всех изученных Acrididae. Недаром переднегрудь дает много систематических отличий в этой группе. Антенны разных видов растут в общем несомненно пропорционально. Обыкновенно первые величины *qq* у них более или менее совпадают. Однако для разных видов характерны свои специфические изменения в скорости роста, проявляющиеся главным образом в конце развития. Уже поверхностный взгляд указывает на близость величин *qq* для длины среднего бедра разных видов. Это и не удивительно. Стандарт, с которым мы сравниваем рост всех наших признаков,—это заднее бедро, т. е. орган, гомодинамный среднему бедру. Здесь меньше всего мешают различия в форме, связанные с неодинаковым ростом в разных направлениях, и таким образом полнее всего проявляется пропорциональность роста. Крылья (признаки седьмой и восьмой), как уже указывалось, растут со скоростью, которая все время сильно возрастает. Трудно подметить какие-либо постоянные специфические различия в скорости роста крыльев. Возможно например, что у Chorthippus albomarginatus, Dociostaurus, Locusta скорость роста в общем выше, чем у Chort. parallelus, Oedipoda. Однако рост крыльев настолько неправильный, что такое предположение мало обосновано. Крылья часто отличаются специфическими неправильностями в скорости роста.

Хотя рост в целом и пропорционален, но все же имеются различия в окончательных размерах изученных Orthoptera. Причину этих различий попытаемся определить. Для этого воспользуемся соображениями, приведенными в теоретическом анализе вопроса.

Для определения причин, от которых зависят различия в общих размерах тела, нам надо знать.

1. Первоначальные размеры тела и его частей для всех изученных форм. В качестве первоначальных размеров мы возьмем средние (*M*), полученные для первого возраста каждого вида (табл. 1—8). Эти размеры мы можем считать приблизительно соответствующими величинам закладок тела. Краткость эмбрионального морфогенеза насекомых и постоянная общая скорость их роста позволяют думать, что мы не сделаем существенной ошибки подобным допущением.

2. Окончательные размеры тела всех изученных форм. Эти размеры мы определяем по средним (*M*) для взрослой формы (табл. 1—8).

3. Наконец нам приблизительно известна продолжительность роста каждой формы (по крайней мере постэмбрионального).

Два вида р. Chorthippus, как это было показано в предыдущей работе автора [Шпет (13)], отличаются первоначальными размерами тела. Окончательные размеры их также отличаются соответственно первоначальным различиям. Продолжительность роста обоих прибли-

зительно одинакова. Таким образом разницу в окончательных общих размерах обоих видов мы отнесли всецело за счет разницы в первоначальных размерах (очевидно в величине закладок) тела обоих видов.

По двум видам рода Acridium у нас к сожалению изучено только несколько последних возрастов. Однако и эти данные говорят, что признаки, наиболее характеризующие общие размеры тела (как ширина головы, длина бедра и др.), имеют более или менее постоянную разницу в абсолютных величинах (*M*) в одинаковых возрастах обоих видов. Продолжительность роста у обоих видов Acridium также приблизительно одинакова. Таким образом и здесь разницу между видами вероятнее всего приходится отнести за счет разницы уже в величине закладок обоих видов.

Первоначальные размеры Locusta migratoria немного больше первоначальных размеров Dociostaurus maroccanus. Окончательные размеры саранчи значительно больше окончательных размеров марокканской кобылки. Продолжительность роста у обеих приблизительно одинакова. Следовательно большие размеры саранчи надо отнести главным образом за счет большей скорости ее роста и в меньшей степени быть может за счет разницы в закладках тела обеих форм.

Первоначальные размеры Dociostaurus maroccanus очень близки к таковым Chorthippus. Окончательные размеры марокканской кобылки значительно больше окончательных размеров Chorthippus. Продолжительность роста сравниваемых форм приблизительно одинакова. Очевидно разница в окончательных размерах сравниваемых форм может зависеть частью от разницы в закладках, а главным образом зависит от большей скорости роста марокканской кобылки.

Первоначальные размеры Oedipoda coerulescens приблизительно такие же, как и первоначальные размеры Chorthippus parallelus. Окончательные размеры O. coerulescens заметно больше окончательных размеров Ch. parallelus. Продолжительность роста обеих форм более или менее близка. Следовательно O. coerulescens растет быстрее Ch. parallelus.

Сравним теперь Chorthippus и Acridium как два рода. Первоначальные размеры Acridium значительно меньше, чем первоначальные размеры Chorthippus. Окончательные размеры Acridium соответственно меньше окончательных размеров Chorthippus, к тому же продолжительность роста Acridium значительно выше продолжительности роста Chorthippus. Следовательно скорость роста Acridium значительно ниже скорости роста Chorthippus. Кроме того и общая закладка тела у Acridium вероятно меньше, чем у Chorthippus. Сравним рост черного таракана с ростом какой-либо другой формы, например с ростом рода Chorthippus. Первоначальные размеры таракана больше, чем у Chorthippus; окончательные размеры также большие. Однако продолжительность роста черного таракана гораздо больше продолжительности роста Chorthippus. При одинаковой скорости роста тараканы были бы гораздо крупнее Chorthippus. Есть данные, что таракан растет несколько лет, в то время как Chorthippus растет около месяца. Следовательно разница в окончательных размерах обеих форм хотя очевидно и зависит от разницы в закладках (у Blatta закладка больше, чем у Chorthippus), но все же таракан растет гораздо медленнее, чем Chorthippus.

Рост изученных форм только в общем пропорционален. Анализ, приведенный выше, показывает, что в отдельных органах мы наблюдаем много диспропорциональностей роста. В приведенном анализе мы сравнивали рост гомологичных органов разных видов. Попробуем сравнить рост органов «внутри» одного и того же вида. При идеальной пропорциональности роста отдельных органов в пределах одной

Но верно ли это? Ширина переднеспинки у таракана сильно отличается от такого же признака у исследованных Acrididae. У первого переднегрудь широкая, плоская, у вторых более или менее цилиндрическая; разница в скорости роста таким образом всецело может быть сведена здесь к разному типу роста различных по форме органов (подробнее см. выше).

Подведем некоторые итоги. Приведенный сравнительный анализ роста показывает, что изученные формы в общем растут пропорционально одна другой. Возьмем отдельные органы: в росте ширины головы могут быть специфические неправильности в скорости роста у отдельных видов, но едва ли мы можем указать на постоянную специфическую скорость роста, неодинаковую у разных видов.

Рост ширины головы, ширины переднеспинки, длины переднеспинки и расстояния между килями переднеспинки в своем соотношении сходен у всех видов. Указанные части в общем растут пропорционально у разных видов. Однако важно отметить характерные диспропорциональности роста второго, третьего и четвертого признаков в некоторых возрастах у всех изученных Acrididae. Недаром переднегрудь дает много систематических отличий в этой группе. Антенны разных видов растут в общем несомненно пропорционально. Обыкновенно первые величины *qq* у них более или менее совпадают. Однако для разных видов характерны свои специфические изменения в скорости роста, проявляющиеся главным образом в конце развития. Уже поверхностный взгляд указывает на близость величин *qq* для длины среднего бедра разных видов. Это и не удивительно. Стандарт, с которым мы сравниваем рост всех наших признаков,—это заднее бедро, т. е. орган, гомодинамный среднему бедру. Здесь меньше всего мешают различия в форме, связанные с неодинаковым ростом в разных направлениях, и таким образом полнее всего проявляется пропорциональность роста. Крылья (признаки седьмой и восьмой), как уже указывалось, растут со скоростью, которая все время сильно возрастает. Трудно подметить какие-либо постоянные специфические различия в скорости роста крыльев. Возможно например, что у Chorthippus albomarginatus, Dociostaurus, Locusta скорость роста в общем выше, чем у Chort. parallelus, Oedipoda. Однако рост крыльев настолько неправильный, что такое предположение мало обосновано. Крылья часто отличаются специфическими неправильностями в скорости роста.

Хотя рост в целом и пропорционален, но все же имеются различия в окончательных размерах изученных Orthoptera. Причину этих различий попытаемся определить. Для этого воспользуемся соображениями, приведенными в теоретическом анализе вопроса.

Для определения причин, от которых зависят различия в общих размерах тела, нам надо знать.

1. Первоначальные размеры тела и его частей для всех изученных форм. В качестве первоначальных размеров мы возьмем средние (*M*), полученные для первого возраста каждого вида (табл. 1—8). Эти размеры мы можем считать приблизительно соответствующими величинам закладок тела. Краткость эмбрионального морфогенеза насекомых и постоянная общая скорость их роста позволяют думать, что мы не сделаем существенной ошибки подобным допущением.

2. Окончательные размеры тела всех изученных форм. Эти размеры мы определяем по средним (*M*) для взрослой формы (табл. 1—8).

3. Наконец нам приблизительно известна продолжительность роста каждой формы (по крайней мере постэмбрионального).

Два вида р. Chorthippus, как это было показано в предыдущей работе автора [Шпет (13)], отличаются первоначальными размерами тела. Окончательные размеры их также отличаются соответственно первоначальным различиям. Продолжительность роста обоих прибли-

зительно одинакова. Таким образом разницу в окончательных общих размерах обоих видов мы отнесли всецело за счет разницы в первоначальных размерах (очевидно в величине закладок) тела обоих видов.

По двум видам рода Acridium у нас к сожалению изучено только несколько последних возрастов. Однако и эти данные говорят, что признаки, наиболее характеризующие общие размеры тела (как ширина головы, длина бедра и др.), имеют более или менее постоянную разницу в абсолютных величинах (*M*) в одинаковых возрастах обоих видов. Продолжительность роста у обоих видов Acridium также приблизительно одинакова. Таким образом и здесь разницу между видами вероятнее всего приходится отнести за счет разницы уже в величине закладок обоих видов.

Первоначальные размеры Locusta migratoria немного больше первоначальных размеров Dociostaurus maroccanus. Окончательные размеры саранчи значительно больше окончательных размеров марокканской кобылки. Продолжительность роста у обеих приблизительно одинакова. Следовательно большие размеры саранчи надо отнести главным образом за счет большей скорости ее роста и в меньшей степени быть может за счет разницы в закладках тела обеих форм.

Первоначальные размеры Dociostaurus maroccanus очень близки к таковым Chorthippus. Окончательные размеры марокканской кобылки значительно больше окончательных размеров Chorthippus. Продолжительность роста сравниваемых форм приблизительно одинакова. Очевидно разница в окончательных размерах сравниваемых форм может зависеть частью от разницы в закладках, а главным образом зависит от большей скорости роста марокканской кобылки.

Первоначальные размеры Oedipoda coerulescens приблизительно такие же, как и первоначальные размеры Chorthippus parallelus. Окончательные размеры O. coerulescens заметно больше окончательных размеров Ch. parallelus. Продолжительность роста обеих форм более или менее близка. Следовательно O. coerulescens растет быстрее Ch. parallelus.

Сравним теперь Chorthippus и Acridium как два рода. Первоначальные размеры Acridium значительно меньше, чем первоначальные размеры Chorthippus. Окончательные размеры Acridium соответственно меньше окончательных размеров Chorthippus, к тому же продолжительность роста Acridium значительно выше продолжительности роста Chorthippus. Следовательно скорость роста Acridium значительно ниже скорости роста Chorthippus. Кроме того и общая закладка тела у Acridium вероятно меньше, чем у Chorthippus. Сравним рост черного таракана с ростом какой-либо другой формы, например с ростом рода Chorthippus. Первоначальные размеры таракана больше, чем у Chorthippus; окончательные размеры также большие. Однако продолжительность роста черного таракана гораздо больше продолжительности роста Chorthippus. При одинаковой скорости роста тараканы были бы гораздо крупнее Chorthippus. Есть данные, что таракан растет несколько лет, в то время как Chorthippus растет около месяца. Следовательно разница в окончательных размерах обеих форм хотя очевидно и зависит от разницы в закладках (у Blatta закладка больше, чем у Chorthippus), но все же таракан растет гораздо медленнее, чем Chorthippus.

Рост изученных форм только в общем пропорционален. Анализ, приведенный выше, показывает, что в отдельных органах мы наблюдаем много диспропорциональностей роста. В приведенном анализе мы сравнивали рост гомологичных органов разных видов. Попробуем сравнить рост органов «внутри» одного и того же вида. При идеальной пропорциональности роста отдельных органов в пределах одной

и той же формы величины относительной скорости роста qq должны быть все равны единице. Бросим взгляд на наши фактические величины qq для разных видов (табл. 9—16). В этих величинах мы наблюдаем три случая уклонения от единицы. Во-первых, qq для всех возрастов (q_1—q_n) одного органа могут быть ниже или выше единицы, оставаясь более или менее одинаковыми. Во-вторых, величины q_1—q_n могут давать неправильные скачки. Эти три явления к тому же обычно комбинируются.

Первый случай мы наблюдаем для таких признаков, как ширина головы, ширина переднеспинки, расстояние между килями переднеспинки, ширина бедра. На основании рассмотрения величин qq можно было бы говорить, что соответствующие органы обладают низкой скоростью роста по сравнению с ростом длины бедра и других органов. Анализ этого вопроса показывает, что признавать специфическую постоянную скорость роста для этих органов, отличную от скорости роста других органов (в частности бедра), нет достаточных оснований.

Эта разница в общем характере qq для разных органов наблюдается в сходном соотношении у всех видов. У некоторых она выражена слабо, как например у черного таракана, однако причина последнего случая лежит в малой экстенсивности роста бедра (стандарта) у таракана по сравнению с другими изученными прямокрылыми. Установить специфические постоянные скорости роста различных органов в пределах одной и той же формы затруднительно. Пользуясь линейными измерениями, мы всегда можем сомневаться, наблюдаем ли мы разницу в постоянной скорости роста отдельных органов или все дело в разном характере роста, как это мы установили например для сравнительного роста головы и бедра. Должна быть большая разница в скорости роста, чтобы отметить ее при таких условиях.

Легче провести сравнение qq для гомологичных органов разных видов и по их различию установить разницу в относительной скорости роста одного и того же органа у разных видов. Если такое различие qq есть, то это уже указывает на диспропорциональный рост (см. выше).

Второй случай—постепенное изменение величины qq мы часто наблюдаем например для антенн. Обычно относительная скорость роста антенн в конце развития значительно возрастает, т. е. здесь мы наблюдаем специфическую неправильность в росте. Крылья также растут непропорционально быстро. Скорость их роста обычно увеличивается от стадии к стадии. Это надо поставить в связь с особым характером роста крыла насекомого.

Наконец третий случай—резкие изменения относительной скорости роста. Примером может служить сильное падение роста длины переднеспинки в конце развития у ряда видов, затем изменения скорости роста ширины переднеспинки и расстояния между крыльями у Chorthippus. Этот случай указывает подобно предыдущему на специфические неправильности в скорости роста, ведущие к увеличению систематических отличий. Мелкие и незакономерные колебания величин относительной скорости роста (qq) нужно отнести за счет колебаний, свойственных всякому биологическому процессу, в частности за счет неполного постоянства в общей скорости роста наших насекомых.

При рассмотрении данных о диспропорциональном росте нас интересовал такой основной вопрос: имеют ли отдельные органы свои специфические постоянные скорости роста, отличные от скорости роста других органов или тела в целом. Рассмотрение величин qq в пределах отдельных видов, а особенно сравнение величин qq для гомологичных органов разных видов не дает нам ни одного случая, где мы могли, не сомневаясь, установить такие постоянные специфи-

ческие скорости для тех или других органов. Наоборот, мы находим, что разница в постоянной скорости роста только кажущаяся. С другой стороны, неправильности в скорости роста, его ускорение или замедление—явление очень частое. Эти неправильности могут наблюдаться в разных возрастах, но главным образом имеют место в конце развития.

Общую пропорциональность роста отдельных органов «внутри» вида (интрапропорциональный рост) удалось доказать для саранчовых путем полного взвешивания отдельных органов марокканской кобылки. Здесь не мешали недостатки линейных измерений [Шпет (16)].

6. ОБЩИЕ ЗАКЛЮЧЕНИЯ

Систематики [Уваров и Бей-Биенко (18)] старый отряд Orthoptera сейчас разбивают; Blatta относят к особому отряду Blattodea. Из Onthoptera s. str. у нас исследованы представители семейства Acrididae, относимые к трем подсемействам: Acridinae, Oedipodinae и Tetriginae. Тараканы широко известны и отличаются от Acrididae совершенно иными размерами частей тела. Различные представители Acrididae также широко известны и образуют достаточно хорошо отграниченную группу насекомых. В систематике последней группы выдающуюся роль играет строение переднеспинки, в особенности особых килей, расположенных на переднеспинке. Каким образом развиваются те систематические различия, учитываемые количественно, по которым мы отличаем взрослые формы изученных насекомых? Мы выяснили, что в общих чертах рост тела различных исследованных видов пропорционален. Наиболее пропорционально растут виды одного рода. Представители разных родов в целом имеют также несомненно пропорциональный рост гомологичных органов, но здесь он в большей степени обладает диспропорциональностью в отдельных признаках. Если рост в общих чертах пропорционален, то это дает нам возможность сначала поставить вопрос о причинах различий между нашими видами в общих размерах тела [размеры тела как признак, Шмальгаузен (10)]. При сравнении двух видов рода Chorthippus, а также повидимому при сравнении двух видов рода Acridium разницу в окончательных размерах приходится отнести только за счет разницы в первоначальных размерах (в величине закладки?). Различия между разными родами заключаются отчасти уже в первоначальных размерах. Особенно сильные различия дают разные скорости роста. Между разными родами опять-таки намечаются свои различия. Представители подсемейств Acridinae и Oedipodinae (Chorthippus, Dociostaurus, Locusta, Oedipoda) обладают высокой скоростью роста. Представители более далеко стоящего подсемейства Tetriginae (Acridium bipunctatum и A. subulatum) обладают низкой скоростью роста. Представитель далеко стоящей от предыдущей группы Blattodea (Blatta) тоже отличается низкой скоростью роста. Представители Tetriginae и Blattodea отличаются от Acridinae и Oedipodinae первоначальными размерами тела, разницей в скорости роста и большой разницей в продолжительности роста.

Таким образом в пределах нашего небольшого материала с повышением таксономического значения группы основные факторы, определяющие различия в общих размерах тела, накопляются. Этим мы конечно не хотим сказать, что и всегда различия между видами зависят от разницы в первоначальных размерах в величинах закладок; различия между родами—от разницы в первоначальных размерах и в скоростях роста и т. д. И виды одного рода могут иметь разницу в скорости роста и в его продолжительности.

Этих трех переменных (величина закладки, скорость роста, продолжительность роста), определяющих общие размеры тела при про-

порциональном росте, было бы слишком мало для образования всего многообразия систематических различий между разными группами. Мы должны искать и причину различий не только в общих размерах тела, но и в относительных размерах отдельных органов. Различия в размерах гомологичных органов у разных видов могут образоваться опять-таки или 1) за счет разницы в величине или форме закладок этих органов, или 2) в счет разницы в скоростях их роста. Разница в продолжительности роста здесь едва ли играет сколько-нибудь заметную роль, так как для изученных форм без большой ошибки можно принять, что рост разных органов и рост тела в целом начинается и прекращается одновременно. Здесь мы сталкиваемся с вопросом о пропорциональности или диспропорциональности роста частей внутри организма. В конце предыдущей главы мы говорили уже, что нам не удалось найти постоянной специфической скорости роста для отдельных органов. Рост различных органов «внутри» одного тела в общем пропорционален. Мы можем найти только определенные специфические неправильности роста органов, образующиеся уже в течение роста. Таким образом в основном различия в размерах органов у разных видов очевидно зависят не от количественных различий в скорости роста, а от качественной разницы в размерах (форме) закладок. Только вторичным путем уже во время развития скорости роста отдельных органов могут изменяться и тем увеличивать систематические различия между разными формами. Эти изменения в скорости роста очевидно сами зависят от процессов диференцировки. Наибольшие изменения в скорости роста у изученных насекомых мы имеем в конце развития. Общий прирост в это время несколько падает.

У нас может возникнуть такое сомнение. Может быть различия в постоянной скорости роста разных органов одного тела существуют, но нам трудно подметить их при колебаниях наших величин *qq*. Что это едва ли так, нетрудно показать путем наглядных примеров.

1. Длина антенн взрослого черного таракана в 3,94 раза больше длины бедра задней ноги того же таракана. У взрослого Chorthippus alleomarginatus длина антенны в 0,57 раза больше длины своего заднего бедра. Если бы эта огромная разница в относительной величине антенн образовалась за счет разной скорости роста антенн у сравниваемых форм, т. е. скорости роста, непропорциональной скорости роста бедра того же вида, то величины *qq* (табл. 9 и 11) для антенн были бы высоки у черного таракана или соответственно очень низки у Ch. allomarginatus. Однако мы видим, что *qq* для антенн у обоих видов очень близки и даже у черного таракана они в общем немного ниже, чем у Ch. albomarginatus (*q* общее равняется 0,988 у таракана и 1,038 у Chorthippus). Значит в относительной скорости роста разницы в общем нет. Тогда огромную разницу в окончательных размерах антенн обеих форм надо искать уже в разнице первоначальных размеров (закладок?). И действительно в первом возрасте у таракана отношение абсолютных размеров антенн к бедру задней ноги 4,00, а у Ch. albomarginatus—0,54, т. е. весьма близкое к тем отношениям, которые имеются и у взрослых насекомых.

2. Приведем еще пример. Мы указывали, что сравнительно высокие величины *qq* для ширины переднеспинки у черного таракана следует объяснить малой интенсивностью роста бедра (у которых мы сравнивали рост переднеспинки) у таракана и кроме того тем, что переднегрудь таракана плоская и широкая и имеет „линейный“ рост в ширину больший, чем цилиндрическая переднегрудь других наших видов. Предположим, что ширина переднеспинки таракана имеет размеры большие, чем например у Dociostaurus, в силу большей скорости ее роста. Окончательные размеры ширины переднеспинки у черного таракана по отношению к окончательным размерам длины заднего бедра

того же таракана 1,39, соответствующее отношение у Dociostaurus—0,34. Разница большая. Если она приобретается главным образом в силу разной скорости роста у сравниваемых форм, то разница в абсолютных размерах в начале развития должна быть намного меньше, чем в конце развития. Однако отношение абсолютных размеров тех же органов в первом возрасте—1,35 для таракана и 0,47 для марокканской кобылки; они близки к отношениям у взрослых насекомых. Подобные сравнения окончательных и первоначальных размеров мы могли бы провести для всех признаков и видов. Но уже приведенные примеры наряду с анализом *qq* прекрасно показывают, что не разница в скорости роста, а очевидно разница в величине и форме закладок играет основную роль в образовании различий в размерах отдельных органов взрослых форм. В приведенных примерах мы сравнивали далекие формы. Если у далеких форм нельзя обнаружить специфических различных скоростей роста для гомологичных органов, то тем меньше оснований ожидать различные специфические скорости роста у форм близко стоящих.

Таким образом главная причина образования систематических различий лежит очевидно уже в различии закладок.

В заключение приходится подчеркнуть большие трудности точного количественного учета образования систематических отличий в онтогенезе, тем более на большом числе форм. Данную работу автор рассматривает как ориентировочную попытку подойти к вопросу с точным количественным методом на основании изучения целой группы животных. Одним из недостатков работы является отсутствие данных по развитию в яйце.

7. ВЫВОДЫ

Для настоящей работы исследовано восемь видов прямокрылых, принадлежащих к различным таксономическим категориям. Измерены различные стадии и признаки. В целом проделано до 12 000 измерений. Материалы обработаны биометрически. Главной задачей настоящей работы было выяснение способов образования систематических различий (учитываемых количественно) в индивидуальном развитии.

Результаты следующие.

1. Различные виды в общем растут пропорционально один другому. Виды одного рода растут наиболее пропорционально друг другу. Представители разных родов в общем также растут пропорционально, но здесь в большей степени наблюдаются диспропорциональности в росте отдельных органов.

2. Различия в общих размерах тела исследованных форм могут зависеть: а) от различий в первоначальных размерах (в размерах общей закладки) тела, б) от различий в общей скорости роста тела и в) от различий в продолжительности роста тела.

3. Мы наблюдаем накопление этих трех факторов с возрастанием таксономических категорий. Различия в общих окончательных размерах тела исследованных видов (одного рода) зависят главным образом или полностью от различий уже в первоначальных размерах тела. Представители разных родов имеют различия в скорости роста и повидимому также в первоначальных размерах тела. Различия между подсемействами и более высокими группами зависят кроме разницы первоначальных величин от больших различий в скорости роста и от значительных различий в продолжительности роста.

Упомянутые факторы накопляются и повышаются с возрастанием таксономических категорий, однако все они могут быть предполагаемы в разной степени и у близких форм (например видов одного рода).

4. Рост различных органов в пределах одного и того же вида в общем также пропорционален, т. е. отдельные органы повидимому не имеют своих собственных специфических изначальных скоростей роста. Однако вторичные изменения в скорости роста (в процессе развития) — частое явление. Они наблюдаются главным образом в конце развития. Отдельные части тела имеют свои специфические неправильности и (падение или возрастание) в скорости роста. Это ведет к увеличению систематических различий. Частично такие изменения в росте связаны с факторами, вызывающими половой диморфизм.

5. Все многообразие систематических различий не может быть объяснено только вышеупомянутыми количественными факторами, определяющими общие размеры тела. Мы должны искать причины систематических различий не только в общих размерах тела, но также и в относительных размерах отдельных органов. Различия в размерах гомологичных органов сравниваемых видов опять-таки могут зависеть или 1) от различий уже в первоначальных размерах (форме) или 2) от различий в скорости их роста.

6. Эти различия в относительных размерах гомологичных органов разных видов зависят для исследованных форм Orthoptera главным образом от различий уже в первоначальных размерах (размерах закладок) гомологичных органов (размеров, связанных с формой). Они возрастают с увеличением таксономических категорий. Лишь частью эти различия зависят от изменений в скорости роста, которые имеют место уже в процессе развития. Эти последние изменения образуются очевидно вторичным путем как результат процессов диференцировки. Они наблюдаются главным образом в конце развития. Во всяком случае систематические отличия между гомологичными органами не образуются в силу разных изначальных скоростей их роста.

Таких специфических постоянных скоростей не обнаружено.

7. Таким образом основная причина систематических различий исследованных форм, надо полагать, лежит уже в различии закладок (различия в соотносительных размерах в форме).

ЛИТЕРАТУРА

1. Calwert P., Different Rates of Growth Among Animals with Special Reference to the Odonata. Proc. Amer. Philos. Soc., *68*, 1929. — 2. Castle W. E. and Gregory P. W., The embryological Basis of Size inheritance in the Rabbit. Journ. Morph. a. Physiol., *48*, 1929.—3. Jucci C. Come si eredita la capacità di accrescimento degli incroci reciproci... Boll. d. Soc. dei Natur. in Napoli, *40*, 1928.—4. Kaufman L., Innere und äussere Wachstumsfaktoren. Untersuchung an Hühnern und Tauben. Roux' Arch., *122*, 1930.—5. Назаренко И. И. и Шпет Г. И. Генетические основы роста. Статья в сборнике „Рост животных“, изд. под редакцией акад. ВУАН И. И. Шмальгаузена, Москва, Комакадемия, 1935.—6. Przibram H., Form und Formbildung in Tierreich., Wien, 1922,—7. Schmalhausen I. I., Das Wachstumsgesetz als Gesetz der progressiven Differenzierung. Roux' Arch., *123*, 1930.—8. Schmalhausen, Beiträge zur quantitativen Analys der Formbildung. *II*. Das Problem des proportionalen Wachstums, Ebenda, *110*, 1927.—9. Шмальгаузен И. И., К феногенетике некоторых морфологических признаков у домашних кур. Доклады Акад. наук СССР, *2*. 1934.—10. Шмальгаузен И. И., Чинники росту, що визначають розміри тіла у птахів. Збірник дослідів над индивид. розвитком тварин; Киев, ВУАН, 6, 1933.—11. Шмальгаузен И И., Розвиток деяких расових ознак у курей, там же, *7*, 1934.—12. Spett G. L., Entwicklung der secundären Geschlechtsmerkmale in der Ontogenese des Chorthippus parallelus Zeit. (Orthoptera). Roux' Arch. Entwmech., *122* 1930.—13. Spett G. L., Entwicklung der Artunterschiede in der postembryonalen Ontogenese zweier Arten der Gattung Chorthippus (Orthoptera). Ebenda, *124*, 1931.—14. Шпет Г. И., Розвиток систематичних відлін в онтогенезі. Дослідження над простокрильцями. Збірник дослідів над індив. розвитком тварин. Киев. ВУАН, *6*, 1933,—15. Шпет Г. И. Про зростову мінливість. Дослідження над Orthoptera, там же.—16. Шпет Г. И. К познанию розвитком насекомых, Зоологич. журн. *13*, 1934.—17. Шпет Г. И. и Шапошников А. И., Розвиток статевого диморфизму у Blatta orientalis. Збірник дослід. над інд. разв. тварин, Киев, ВУАН, 7 1934.—18. Уваров Б. П. и Бей-Биенко Т. Я., Orthoptera, см. „Определитель насекомых“ под ред. Филипьева И. Н. и Оглоблина Д. А., Огиз, 1933.

ZUR PHÄNOGENETIK DER SYSTEMATISCHIEN UNTERSCHIEDE BEI GERADFLÜGLERN

G. I. Spett

Zusammenfassung

Für die vorliegende Arbeit wurden 8 Arten von Orthopteren untersucht, die verschiedenen taxonomischen Kategorien angehören. Es wurden verschiedene Stadien und Merkmale gemessen. Im ganzen wurden bis 12000 Messungen vorgenommen. Das Material wurde biometrisch bearbeitet. Die Hauptfrage der vorliegenden Arbeit bestand in der Ermittelung der Art und Weise der Bildung von systematischen Unterschieden in der individuellen Entwicklung.

Die Ergebnisse sind folgende.

1. Das Wachstum der verschiedenen Arten ist im allgemeinen proportional. Die Arten ein und derselben Gattung wachsen am meisten proportional. Die Vertreter verschiedener Gattungen wachsen im allgemeinen auch proportional, jedoch lassen sich hier in höherem Grade Disproportionallitäten im Wachstum der einzelnen Organe beobachten.

Die Unterschiede in den allgemeinen Körperdiemensionen der untersuchten Formen können abhängen: a) von den Unterschieden in den ursprünglichen Dimensionen in den Dimensionen der allgemeinen Körperanlage; b) von den Unterschieden in der allgemeinen Wachstumsgeschwindigkeit des Körpers und c) von den Unterschieden in der Wachstumsdauer des Körpers.

3. Wir beobachten eine Kumulation dieser drei Faktoren zusammen mit der Steigerung der taxonomischen Kategorien. Die Unetrschiede in den allgemeinen endgültigen Körperausmassen der untersuchten Arten (einer Gattung) hängen hauptsächlish oder völlig von den Unterschieden in den ursprünglichen Dimensionen ab. Die Vertreter verschiedener Gattungen weisen Unterschiede in der Wachstumsgeschwindigkeit und scheinbar in den ursprünglichen Dimensionen auf. Die Unterschiede zwischen den Unterfamilien und den höheren Gruppen hängen neben der ursprünglichen Dimensionen von den grösserer Unterschieden in der Wachstumsgeschwindigkeit und von den beträchtlichen Unterschieden in der Wachstumsdauer ab.

4. Das Wachstum der verschiedenen Organe innerhalb ein und derselben Art ist im allgemeinen auch proportional, d. h. die einzelnen Organe scheinen nicht ihre eigenen spezifischen Wachstumsgeschwindigkeiten zu haben. Sekundäre Veränderungen in der Wachstumsgeschwindigkeit (im Entwicklungsprozess) sind eine häufige Erscheinung. Sie werden hauptsächlich am Ende der Entwicklung beobachtet. Viele Körperteile haben ihre spezifischen Unregelmässigkeiten (Verminderung oder Zunahme) in der Wachstumsgesshwindigkeit. Zum Teil sind diese Veränderungen im Wachstum mit den Faktoren verknüpft, die den Geschlechtsdimorphismus hervorrufen.

5. Die ganze Vielgestaltigkeit der systematischen Unterschiede kann nicht nur durch die obenerwähnten quantitativen Faktoren erklärt werden, die die allgemeinen Körperdimensionen bestimmen. Wir müssen die Ursachen der systematischen Unterschiede nicht bloss in den allgemeinen Körperdimensionen suchen, sondern auch in den relativen Ausmassen der einzelnen Organe. Die Unterschiede in den Dimensionen der homologen Organe der zu vergleichenden Arten können wiederum abhängen: a) entweder von den Unterschieden schon in den ursprünglichen Dimensionen (Formen) oder b) von der verschiedenen Geschwindigkeiten ihres Wachstums.

6. Diese Unterschiede in den relativen Ausmassen der homologen Organe verschiedener Arten hängen offenbar für die untersuchten Formen

der Orthopteren hauptsächlich von den Unterschieden schon in den ursprünglichen Dimensionen (Dimensionen der Anlagen) der homologen Organe (verknüpft mit der Form) ab. Sie steigern sich mit der Vergrösserung der toxonomischen Kategorien. Zum Teil hängen diese Unterschiede von den Veränderungen in der Wachstumsgeschwindigkeit ab, welche schon im Entwicklungsprozess stattfinden. Diese Veränderungen enstehen offenbar auf sekundärem Wege, als Resultat der Differenzierungsprozesse. Sie werden hauptsächlich am Ende der Entwicklung beobachtet und sind mit der Wachstumsverminderung verknüpft. Systematische Unterschiede zwischen den homologen Organen entstehen nicht im Gefolge von verschiedenen Geschwindigkeiten ihres Wachstums. Solche spezifische, konstante Geschwindigkeiten konnten nicht festgestellt werden.

7. Somit ist die Grundursache der systematischen Unterschiede der untersuchten Formen wohl in dem qualitativen Unterschied der Anlagen (Unterschiede in den relativen Dimensionen, in der Form) zu suchen. Rein quantitative Faktoren, die in den allgemeinen Dimensionen der Körper- und Organanlagen, in der Wachstumsgeschwindigkeit des Körpers- und Organanlagen, in der Wachstumsgeschwindigkeit des Körpers und der einzelnen Organe und in der Wachstnmsdauer bestehen, spielen eine sekundäre, untergeordnete Role.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XIV 1935 г. ВЫП. 4

ДИФЕРЕНЦИРОВКА СИСТЕМАТИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ В ОНТОГЕНЕЗЕ БАЙКАЛЬСКИХ БОКОПЛАВОВ

Г. И. Шпет

Из Зообиологического института Всеукраинской академии наук

1. ВВЕДЕНИЕ

За последнее время оживился интерес к феногенетическим вопросам. И неудивительно. Детальная разработка вопросов генетики, с одной стороны, и работа в области физиологии развития — с другой, шли до сих пор оторванными одна от другой. Сейчас настал момент, когда особенно чувствуется необходимость совместного развития обеих областей, необходимость коллективной работы представителей генетики и физиологии развития.

Работая над прямокрылыми насекомыми, автор интересовался способами развития систематических отличий между представителями разных систематических категорий. Отличия учитывались количественно, точно измерялись различные признаки [Шпет (15, 17)]. Изучался весь постэмбриональный онтогенез. Говоря в общем и целом, важно было выяснить, имеются ли систематические отличия уже с самого начала развития или они появляются позже, или лишь усиливаются с возрастом; наконец все ли признаки ведут себя одинаково в этом отношении, какова специфика обособления тех или иных систематических признаков.

Подобные же задачи были поставлены автором и в настоящей работе. Материал был избран неслучайно. Для данной темы необходим массовый материал в разных стадиях развития, притом для ряда родственных видов. Такие условия нелегко соблюсти. Байкальские бокоплавы удовлетворяют им так же, как удовлетворяли изученные прямокрылые. В местной фауне автору трудно было подыскать подходящий материал по беспозвоночным кроме прямокрылых. Кроме того необычайное богатство Байкала видами бокоплавов указывает на имевший здесь (и может быть имеющий) место процесс бурного видообразования. Это давало возможность рассчитывать на какие-либо специфические особенности в диференцировке систематических отличий по сравнению с прямокрылыми. За идею работы и ценные указания автор обязан акад. И. И. Шмальгаузену.

2. МАТЕРИАЛ И ЕГО ОБРАБОТКА

Материал собран автором совместно с Н. И. Драгомировым на байкальской научно-исследовательской станции Всесоюзной академии наук в августе 1930 г. Благодаря исключительной любезности директора станции Г. Ю. Верещагина для сбора было предоставлено все необходимое. Материал был собран в узких пределах между с. Лист-

веничным и ст. Байкал с лодки драгой, вручную на глубине нескольких метров. Драга обычно приносила сразу огромное количество бокоплавов, так что достаточно было нескольких драг, заброшенных поблизости одна от другой, чтобы собрать серию экземпляров одного вида в разном возрасте, пригодную для обработки.

Более полные серии оказались собранными для пяти видов: 1) Echinogammarus czerskii Dyb.; 2) Brandtia lata var. acera Dyb.; 3) Brandtia latior Dyb.; 4) Pallasea cancellus Pall. и 5) Pallasea sp.?, каковые и послужили для обработки.

Echinogammarus czerskii—средних размеров вид, без особых выростов, шипов; сдавленный с боков и вообще обычной для бокоплавов формы.

Brandtia latior отличается мелкими размерами, весьма широкими сегментами, не сдавленными, как обычно, с боков; короткими лопаточкообразными выростами по бокам сегментов, коротким телом, характерными выростами на голове.

Brandtia lata—мелкий вид, как и Echinogammarus czerskii; довольно типичной формы.

Pallasea cancellus—крупный вид, довольно широкий, с характерными шипами по бокам грудных сегментов, наибольшие шипы на пятом членике груди.

Pallasea sp.?—еще крупнее предыдущего, тоже с шипами. Главные боковые шипы на четвертом членике груди. Кроме того имеются шипы сверху, посередине на ряде члеников груди.

Brandtia lata и B. latior отличаются своими относительно короткими антеннами. У первых трех видов тело в общем параллельностороннее, у Pallasea оно наиболее массивное несколько впереди от середины, в области средних грудных сегментов, а к переднему концу и особенно к заднему суживается.

На каждом экземпляре для всех видов измерено от 13 до 16 признаков. На разных видах измерялись по возможности одни и те же признаки с целью сравнения их развития. Избирались признаки, по возможности явно отличные у разных видов, т. е. дающие систематические отличия и в то же время поддающиеся количественному учету.

Измерены: 1) длина антенны второй пары, 2) расстояние между глазами, 3) длина головы, 4) ширина первого членика груди, 5) длина первого членика груди, 6) длина бокового придатка первого членика, 7) ширина четвертого членика груди, 8) ширина пятого членика груди, 9) ширина седьмого членика груди с шипами, 10) ширина седьмого членика без шипов, 11) длина седьмой пары грудных ног, 12) длина первого членика седьмой пары ног, 13) ширина первого членика седьмой пары ног, 14) длина тела, 15) высота седьмого членика груди с шипом, 16) высота седьмого членика без шипа.

Измерения производились окуляр-микрометром с точностью до 0,1 мм или циркулем и линейкой с точностью до 0,25 мм, или наконец просто линейкой с точностью до 0,5 мм. В зависимости от размеров животного и органа применялся тот или другой способ измерения, обеспечивающий достаточную точность. Крайние точки для измерений подбирались разумеется так, чтобы была соблюдена наибольшая стандартность.

Бокоплавы измерялись, будучи только что вынутыми из 70° спирта, где они сохранялись. Для первых молодых стадий, где трудно отличать пол, животные измерялись без различия пола; дальше измерялись исключительно самцы, по которым оказался собранным более полный материал.

Результаты измерений приведены в прилагаемой цифровой таблице. Все экземпляры каждого вида искусственно разбиты на три

возрастных группы от самых молодых до самых взрослых. Лишь для Pallasea sp.? таких групп две. В прилагаемой таблице приведены средние арифметические для отдельных признаков каждой такой группы. Число измеренных экземпляров для каждой стадии и вида (и для каждой средней) обычно было 20; только в отдельных случаях—меньше. Ошибка была весьма незначительна.

В таблице рядом с *ММ* для всех признаков приведено их отношение (*p*) к средней величине стандарта, каким избрана ширина первого членика.

Сделано это, чтобы наглядно показать, изменяется ли и насколько соотношение абсолютных величин разных органов. Не имеет особого значения, с каким именно органом сравнивать рост остальных органов. Если все органы растут пропорционально, то размеры всех органов, сравненные с любым из них, избранным в качестве стандарта, дадут одинаковое отношение во всех возрастах. Если какой-нибудь орган растет например непропорционально быстро, то его размеры, взятые по отношению к стандарту, будут меняться с возрастом. Если наконец в качестве стандарта для сравнения будет избран орган со специфическим уклонением в скорости роста (например ускорение в конце роста), то все или большинство органов, которые мы сравниваем с таким стандартом, обнаружат обратное изменение (например падение относительных размеров в конце роста). Правда, такой стандарт неудобен.

Несомненным недостатком работы является то, что последовательные возрастные группы не являются одними и теми же растущими в лаборатории животными. Правда, с другой стороны, содержание в лаборатории значительно изменило бы характер их роста, кроме того измерение всех органов с достаточной точностью едва ли возможно без частых повреждений и отрывания отдельных органов. Количество исследованных экземпляров не очень велико, но вполне достаточно. Практика показывает, что большее количество желательно измерять, когда мы изучаем абсолютные размеры признаков у разных форм. Другое дело при изучении относительных размеров частей на одних и тех же экземплярах. Корреляция отдельных органов в этих случаях обычно велика, и изменчивость в соотношениях не играет столь значительной роли. Измерение уже незначительного числа экземпляров обычно дает правильное представление о соотносительных размерах.

3. РАССМОТРЕНИЕ ПОЛУЧЕННЫХ ДАННЫХ

Приведенная таблица показывает, что изученные формы, если сравнить первый, наиболее молодой, и последний, наиболее взрослый, измеренный возраст, увеличиваются в 2—3 раза по длине тела. Если взять общее объемное увеличение, то оно весьма значительно. Этого увеличения вполне достаточно, чтобы обнаружились те или другие закономерности, динамика в развитии систематических отличий.

Величины *ММ* (средние арифметические) для нас менее интересны. Они дают лишь возможность точно оценить общее увеличение для взятых видов от первого до последнего возраста, а также пропорции органов для каждого вида. Сравнение этих пропорций у разных видов говорит о систематических отличиях между этими видами, отличиях, оцененных количественно. Например, сравнивая по приведенной таблице длину антенн с длиной тела, убеждаемся, что у Brandtia lata антенны относительно гораздо короче, чем у Echinogammarus czerskii. Или, сравнивая признак десятый,—ширину седьмого членика груди—с той же длиной тела у Brandtia latior и у Echinogammarus czerskii, видим, что первый вид относительно значительно более широк.

Средние величины (M) и отношения p (см. текст)

	Echinogammarus czerskii						Brandtia lata					
	1-й возраст		2-й возраст		3-й возраст		1-й возраст		2-й возраст		3-й возраст	
	M	p	M	p	M	p	M	p	M	p	M	p
1. Длина антенны второй пары	3,20	3,68	5,70	3,41	17,44	6,46	1,62	1,64	2,62	1,97	3,57	2,02
2. Расстояние между глазами	0,32	0,37	0,55	0,33	0,99	0,37	0,38	0,38	0,53	0,40	0,67	0,38
3. Длина головы	0,77	0,89	0,40	0,84	2,45	0,91	0,80	0,81	1,16	0,87	1,47	0,83
4. Ширина первого членика груди	0,87	—	1,67	—	2,70	—	0,99	—	1,33	—	1,77	—
5. Длина первого членика груди	0,53	0,61	0,98	0,59	1,63	0,60	0,43	0,43	0,65	0,49	0,84	0,47
6. Длина бокового придатка первого членика груди	0,68	0,78	1,23	0,74	1,90	0,70	0,65	0,66	1,02	0,77	1,37	0,77
7. Ширина четвертого членика груди	0,97	1,11	1,87	1,12	2,98	1,10	1,15	1,16	1,63	1,23	2,22	1,25
8. Ширина пятого членика груди	1,00	1,15	1,85	1,11	2,99	1,11	1,13	1,14	1,65	1,24	2,22	1,25
9. Ширина седьмого членика груди	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
10. Ширина седьмого членика без шипов	0,94	1,08	1,79	1,07	2,94	1,09	0,97	0,98	1,47	1,11	2,06	1,16
11. Длина седьмой пары грудных ног	2,76	3,17	5,28	3,16	10,50	3,89	2,33	2,35	4,05	3,04	5,56	3,14
12. Длина первого членика седьмой пары ног	0,93	1,07	1,73	1,04	3,26	1,21	0,92	0,93	1,58	1,19	2,22	1,25
13. Ширина первого членика седьмой пары ног	0,77	0,89	1,38	0,83	2,04	0,76	0,70	0,71	1,13	1,84	1,56	0,88
14. Длина тела	7,26	8,34	13,37	8,01	23,10	8,56	5,93	5,99	9,50	7,15	12,88	7,28
15. Высота седьмого членика груди с шипом	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
16. Высота седьмого членика без шипов	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Brandtia latior						Pallasea cancellus						Pallasea sp.?			
1-й возраст		2-й возраст		3-й возраст		1-й возраст		2-й возраст		3-й возраст		1-й возраст		2-й возраст	
M	*p*	*M*	*p*	*M*	*p*	*M*	*p*	*M*	*p*	*M*	*p*	*M*	*p*	*M*	*p*
1,95	1,25	3,61	1,38	5,49	1,52	12,78	3,29	16,12	3,22	23,10	3,29	14,45	2,19	26,00	2,18
0,66	0,42	1,03	0,39	1,43	0,40	1,30	0,33	1,73	0,35	2,40	0,34	2,13	0,32	3,90	0,33
0,82	0,53	1,39	0,53	2,02	0,56	2,06	0,53	2,65	0,53	3,62	0,52	3,72	0,56	6,70	0,56
1,56	—	2,62	—	3,61	—	3,89	—	5,01	—	7,02	—	6,60	—	11,90	—
0,47	0,30	0,80	0,31	1,14	0,32	1,20	0,31	1,58	0,32	2,52	0,36	1,65	0,25	2,90	0,24
0,62	0,40	1,11	0,42	1,70	0,47	1,42	0,37	2,15	0,43	3,40	0,48	5,35	0,81	10,60	0,89
2,15	1,38	3,84	1,47	5,25	1,45	4,92	1,26	6,37	1,27	8,95	1,27	22,30	3,38	41,60	3,50
2,10	1,35	3,75	1,43	5,21	1,44	5,14	1,32	6,56	1,31	8,75	1,25	10,32	1,56	19,40	1,63
1,54	0,99	2,65	1,01	3,93	1,09	4,72	1,21	5,96	1,19	8,62	1,23	6,85	1,04	12,90	1,08
1,34	0,86	2,33	0,89	3,37	0,93	3,28	0,84	4,16	0,83	6,30	0,90	5,77	0,87	11,00	0,92
2,23	1,43	4,14	1,58	6,60	1,83	9,56	2,46	12,62	2,52	20,90	2,98	19,20	2,91	38,00	3,19
0,66	0,42	1,18	0,45	1,93	0,53	2,77	0,71	3,77	0,75	5,89	0,84	6,37	0,97	12,80	1,08
0,57	0,37	0,95	0,36	1,41	0,39	2,00	0,51	2,62	0,52	3,72	0,53	2,74	0,42	5,50	0,46
5,83	3,74	9,89	3,77	15,30	4,24	20,95	5,39	27,65	5,52	42,66	6,08	30,60	4,64	60,00	5,04
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6,92	1,05	13,00	1,09
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4,50	0,68	8,80	0,74

Для нас важны величины *pp*, дающие отношение абсолютных размеров различных органов к избранному нами стандарту — ширине первого членика груди.

Отношение это как правило остается в общем постоянным в разных возрастах. Колебания есть, но они обычно незначительны и являются колебаниями в пределах возможной ошибки. Рассмотрим ближе эти величины *pp* (см. таблицу).

Для Echinogammarus czerskii отношение самых различных промеров к ширине первого членика груди остается более или менее одинаковым во всех трех возрастах. Действительно: расстояние между глазами в первом возрасте по отношению к ширине первого членика дает величину 0,37, во втором возрасте это отношение равно 0,33, в третьем—опять 0,37. Для ширины четвертого членика груди соответствующие отношения будут 1,11; 1,12; 1,10; для длины бокового придатка первого членика груди — 0,78; 0,74; 0,70. Последнее отношение слегка падает, но всего лишь в сотых долях. Такое падение никак не может итти в расчет. Большинство признаков Echinogammarus czerskii (признаки 2-й, 3-й, 5-й, 6-й, 7-й, 8-й, 10-й) дает лишь незначительные колебания (в сотых долях) нашего отношения *p* для последовательных возрастов. Очевидно рассмотренные органы растут пропорционально между собой, не отличаясь каждый какими-либо специфическими скоростями роста. Для длины седьмой пары грудных ног и для длины первого членика этой же пары ног мы имеем некоторое увеличение в последнем возрасте, непропорционально большое по сравнению с вышерассмотренными органами. То же можно отметить по отношению к длине тела, а в особенности к длине антенн.

В данном случае мы отмечаем определенную закономерность. имевшую место уже и у изученных автором прямокрылых [Шпет (15)], Органы, проявляющие ускорение в конце роста, — это все сплошь «длинные» органы. Органы эти обладают по преимуществу «линейным» ростом. Однако взвешивание таких органов [Шпет (14)] показало, что общее увеличение их объема очевидно не отличается от такового «коротких» органов, как голова, членики груди и т. п., т. е. разных специфических скоростей роста здесь нет. Впрочем этот вопрос имеет для нас второстепенное значение. Нас интересует не столько пропорциональность роста отдельных органов внутри вида («интрапропорциональный» рост), сколько вопрос о том, нет ли различий в скорости роста гомологичных органов разных видов, различий, ведущих к разным относительным размерам этих органов (вопрос об „интерпропорциональном» росте).

Если для двух сравниваемых видов длина например седьмой пары ног даст одинаково небольшое увеличение скорости роста в конце развития, то ясно, что это ускорение едва ли является причиной имеющейся разницы в длине ног обоих видов. Для Echinogam. czerskii все-таки надо отметить, что если для 11-го и 12-го признаков ускорение в конце развития наиболее вероятно объясняется разным характером роста «длинных» и «коротких» органов, то для первого признака — длины антенн — мы несомненно имеем случай значительного ускорения роста в последнем возрасте, ускорения, специфического для этого органа. Признак 13-й—ширина первого членика седьмой пары ног, — наоборот, относительно уменьшается с возрастом. Поскольку рост ноги в длину непропорционально усиливается, то относительный рост в ширину может, наоборот, уменьшаться. Этого можно ожидать в случае, если общий объемный рост ноги, как доказано автором на прямокрылых, пропорционален росту большинства остальных органов. Интересно, что и специфические изменения в скорости роста антенн и относительное уменьшение ширины бедра наблюдались автором также и у прямокрылых.

Сходную картину пропорционального в общем роста частей тела в пределах одного вида наблюдаем и у Brandtia latior. Для признаков 2-го, 3-го, 5-го, 6-го, 7-го, 8-го, 9-го, 10-го, 13-го отношение *p* меняется лишь в сотых долях, доходя максимум до 0,09—0,10. Признаки 1-й, 11-й, 12-й и 14-й вполне аналогично предыдущему виду дают относительное ускорение роста в последнем возрасте, т. е. мы видим, что ускорение роста для соответствующих частей тела не является характерным для определенного вида, а характеризует лишь рост определенных частей независимо от систематического положения. Рассматривая дальнейшие виды, мы убеждаемся в последнем еще более.

У Pallasea cancellus также большинство признаков указывает на пропорциональный рост частей тела. Например расстояние между глазами дает величины *pp*: 0,33 в первом возрасте, 0,35 — во втором, 0,34 — в третьем. Длина головы аналогично: 0,53; 0,53; 0,52. Ширина пятого членика несмотря на большие шипы по бокам, вошедшие в промер, дает: 1,32; 1,31; 1,25. Снижение в последнем возрасте следует рассматривать как незначительное и вероятно случайное колебание. Ширина седьмого членика груди, тоже с шипами, дает 1,21; 1,19; 1,23. Аналогичный характер роста имеет и ряд других частей тела, т. е. и здесь соотношение размеров различных органов не меняется сколько-нибудь заметно с возрастом. Колебания отношений *pp* в сотых нельзя принимать в расчет, они могут иметь случайный характер.

Опять-таки, как и у двух предыдущих видов, признаки 1-й, 12-й и 14-й, т. е. длина седьмой пары грудных ног, длина первого членика этих ног и длина тела, дают некоторое относительное ускорение роста к последнему возрасту. Правда, признак первый — длина антенн — у Pallasea cancellus не в пример предыдущим видам уже не дает ускорения в последнем возрасте.

Весьма вероятно, как это уже было найдено автором и для прямокрылых, антенны могут иметь свои специфические особенности роста (ускорение или замедление), особенно к концу роста организма. Эти особенности ведут и к диференцировке систематических отличий. Исследование над прямокрылыми показало, что здесь очевидно нет изначальной специфической скорости роста антенн; изменение в скорости роста приобретается уже в течение развития, особенно в конце его; то же очевидно имеет место и у гаммарид.

Такое отсутствие относительного ускорения роста антенн наблюдается и у другого исследованного вида Pallasea sp.? К сожалению по этому виду исследован ограниченный материал, распределенный в два возраста. Здесь, как и для предыдущего вида, только 11-й, 14-й и в слабой степени 12-й признаки дают увеличение относительных размеров с возрастом. Интересно, что, как и у P. cancellus, признаки с характерными систематическими отличиями: высота седьмого членика груди с шипом, а также ширина четвертого членика груди с большими шипами не дают заметного изменения соотношений с возрастом. Для первого из этих признаков *pp* равны 1,05 и 1,09; для второго — 3,38 и 3,50. В первом случае разница всего 0,04 сотых, во втором, правда, 0,12, но и это не существенная разница при весьма больших абсолютных размерах признака (22,30 мм в первом возрасте и 41,60 мм—во втором). Также и седьмой членик груди с шипами дает *pp*, равные 1,04 и 1,08, т. е. почти равные для обоих возрастов.

Только Brandtia lata дает не такую отчетливую картину, как предыдущие виды. Правда, и здесь, как у Brandtia latior и Echinogammarus czerskii, 1-й, 11-й, 12-й и 14-й признаки дают более или менее заметное увеличение с возрастом. Признаки 2-й, 3-й, 5-й дают колебания лишь в сотых долях. Признаки 6-й, 7-й, 8-й, 10-й и 13-й дают

некоторое хотя и незначительное, но все же до 10 и более сотых повышение относительных размеров с возрастом. Возможно, что такое небольшое, но почти общее увеличение различных органов с возрастом объясняется просто небольшим падением роста нашего стандарта — ширины первого членика груди. Во всяком случае Brandtia lata не нарушает существенно общей картины.

Итак, сравнивая все изученные формы, мы видим, что за исключением разве антенн рост частей тела каждой формы является пропорциональным, т. е. определенные органы в пределах каждого вида сохраняют между собой в общем одинаковое соотношение. Отдельные органы как правило не выявляют своих специфических скоростей роста, которые вели бы к диспропорциональности роста, к нарушению соотношения между данным органом и другими с возрастом.

Только „длинные" органы, обладая по преимуществу „линейным" ростом, дают ускорение роста к концу развития. Но эта диспропорциональность роста характерна одинаково для всех видов и тех же самых органов (исключая антенны), так что она отнюдь не служит характерным систематическим признаком.

Если рост частей в пределах каждого вида в общем пропорционален, то следовательно имеющиеся систематические отличия диференцируются не за счет разных скоростей роста гомологичных органов разных видов.

Если сравним пропорции гомологичных частей тела у разных видов, то убедимся, что часто они весьма различны.

Например ширина четвертого членика груди с шипами у взрослых Pallasea cancellus по отношению к ширине первого членика груди дает величину $p=1,27$, то же отношение для Pallasea sp.? — 3,50 (см. таблицу). Если бы эта значительная разница образовалась за счет более быстрого роста четвертого членика с шипами у Pallasea sp.?, то в первом возрасте обоих видов мы наблюдали бы значительно меньшую разницу; тем не менее соответствующие величины в первом возрасте обоих видов: 1,26 и 3,38, т. е. они существенно не отличаются от последнего возраста. То же в общем обнаруживаем при сравнении ширины четвертого членика груди (признак 7-й) Echinogammarus (1,11; 1,12; 1,10) и Brandtia latior (1,38; 1,47; 1,45) и вообще любых двух исследованных видов. Как раз все виды отличаются более или менее различными выростами на четвертом членике, являющимися систематическими отличиями (кроме первых двух видов, см. таблицу).

Такую же картину дает длина головы. Например у Brandtia lata отношение длины головы к ширине первого членика груди (наш стандарт) у взрослых 0,83, такое же отношение у Brandtia latior 0,56. То же различие наблюдается и в предыдущих возрастах обоих видов (0,81; 0,87; 0,83; и 0,53; 0,53; 0,56). Как раз Brandtia latior обладает очень коротким и широким телом по сравнению с Brandtia lata, что и отражается в разобраном соотношении. Интересно, что Brandtia latior имеет большие и своеобразные выросты на голове, включенные в промер длины головы. Как видим, эти характерные систематические отличия не дали своей специфической скорости роста.

Расстояние между глазами у „широкого" вида Brandtia latior все время остается относительно бо́льшим, чем например у обоих видов р. Pallasea (0,42; 0,39; 0,40 у первого и 0,33; 0,35; 0,34, затем 0,32; 0,33 у двух вторых).

Длина первого членика груди опять-таки дает постоянные различия от начала и до конца роста в пределах изученных промежутков этого роста, т. е. пропорциональность роста не нарушается, скорости роста не отличаются в пределах каждого вида, хотя сами пропорции с начала и до конца неодинаковые у разных представителей. Действи-

тельно „короткий“ вид Brandtia latior имеет относительно маленькую длину первого членика груди (0,30; 0,31; 0,32), Brandtia lata имеет относительно бо́льшую длину (0,43; 0,49; 0,47), Echinogammarus czerskii имеет сначала и до конца еще большие величины (0,61; 0,59; 0,60). Оба вида Pallasea также отличаются в этом признаке (0,31; 0,32; 0,36 и 0,25; 0,24).

Та же картина в более или менее отчетливом виде наблюдается и в других признаках, в чем можно убедиться из того же анализа приведенной таблицы.

Несколько затрудняется сравнение для „длинных“ органов или признаков в связи с ускорением их роста в конце развития. Однако нетрудно убедиться, что и тут картина та же.

Например признак 12-й — длина первого членика седьмой пары грудных ног у Echinogammarus — дает величины *pp* 1,07; 1,04; 1,21. В конце имеется непропорциональное ускорение роста. Коротконогий вид Brandtia latior имеет соответствующие величины: 0,42; 0,45; 0,53, т. е. у обоих видов с самого начала имеется резкое отличие в пропорциях ноги по отношению к первому членику груди (стандарт) и если эта пропорция немного меняется в последнем возрасте, то меняется она примерно в одинаковом процентном отношении у обоих видов.

Приблизительно тот же результат дает сравнение 12-го признака и у других видов.

Длина тела также от начала и до конца неодинакова у разных видов, то же с признаком 11-м — длиной седьмой пары грудных ног. Они относительно самые короткие у Brandtia latior, самые длинные у Echinogammarus czerskii. Приблизительно те же относительные размеры сохраняются с начала и до конца изученного периода роста.

Даже в антеннах при всей неправильности их роста ясно, что все наши виды хорошо отличаются уже с самого первого возраста и до конца относительной длиной антенн (см. таблицу).

Таким образом мы видим, что отдельные виды безусловно отличаются между собой пропорциями тела, но эти отличия обусловлены не разными скоростями роста. Они зависят от различий уже в первоначальных размерах (может быть уже в закладке) тела и его частей.

Интересно, что ряд изученных видов Pallasea cancellus, Pallasea sp ?, Brandtia latior обладают оригинальными выростами, шипами; последние специально включались в число измеренных признаков. Никаких специфических скоростей роста они не дали. В целом обнаружилась полная аналогия с исследованными прямокрылыми. Специфических скоростей роста, различных для отдельных органов разных видов, в общем не наблюдается. Изменения и различия в скорости роста наблюдаются лишь как вторичное явление, притом обычно в незначительных размерах.

Систематические различия исследованных форм, учитываемые количественно, очевидно образуются отнюдь не в силу разных изначальных скоростей роста отдельных частей тела у разных видов. Они существуют с ранних стадий и до конца развития в одинаковом соотношении, рост частей является пропорциональным. Следовательно приходится допустить, что систематические отличия исследованных форм зависят почти исключительно от различий уже в первоначальных размерах (в закладках) и образуются путем изменений уже в этих первоначальных размерах.

Очевидно влияние генов, обусловливающих характерные систематические отличия, сказывается не просто в виде скоростной количественной стимуляции роста тех или других частей тела. Рост частей в целом оказывается пропорциональным у разных видов, а действие

упомянутых генов выражается очевидно в процессах диференцировки сложного качественного характера, главным образом на первых стадиях формообразования.

Эти процессы ведут к раннему установлению качественных отличий в форме и пропорциях, отличий, в общем сохраняющихся в дальнейшем росте.

В ряде работ Гексли (1—10, 20, 21) и его последователи получили, казалось бы, противоположный результат. Работая тоже над насекомыми и раками (а также и над позвоночными), Гексли постоянно находил явление гетерогоничного роста частей. Он находил разную скорость роста того или другого органа и остального тела. Однако обзор работ как самого Гексли, так и его последователей сразу показывает, что особенно старательно изучались органы, сильно затронутые половым диморфизмом. Все это были или рога оленя, или клешни крабов, или мандибулы жуков-рогачей. Сравнивался по преимуществу рост самцов и самок, но не рост разных видов.

Результаты, полученные Гексли, совершенно ясны для автора после его работ над прямокрылыми. Здесь [Шпет (16), Шпет и Шапошников (19)] удалось показать принципиальное различие в развитии систематических и вторичных половых признаков. В то время как признаки, не затронутые половым диморфизмом, развиваются более или менее пропорционально, признаки, затронутые половым диморфизмом, являют различные и часто сильные диспропорциональности роста у самцов и самок по отношению к остальному телу. Здесь мы наблюдаем то значительное увеличение, стимуляцию роста, то его падение. Автор проводил в этом отношении аналогию между насекомыми и позвоночными.

Особенности роста вторичных половых признаков выражаются и в их сильно повышенной изменчивости, какую автор констатировал и для насекомых, в частности для тех же мандибул жуков-рогачей [Шпет и Шапошников (18)].

ВЫВОДЫ

Автор исследовал пять видов байкальских бокоплавов на предмет сравнительного изучения развития систематических отличий в онтогенезе.

Измерено по 13—16 признаков на каждом экземпляре каждого вида и возраста. Данные суммированы в цифровой таблице. У изученных бокоплавов, как и у исследованных раньше автором прямокрылых, выясняется в общем пропорциональный рост частей тела, отсутствие изначальных различий в скорости роста, которые вели бы к диференцировке систематических отличий.

Систематические различия зависят главным образом от соответствующей разницы уже в молодых стадиях и дальше в общем почти не увеличиваются.

Очевидно гены, обусловливающие систематические различия, выявляют свое действие не путем чисто количественных изменений в скорости роста отдельных признаков, а главным образом путем влияния на процессы диференцировки сложного качественного характера. У изученных бокоплавов, как и у прямокрылых, процессы эти очевидно связаны с самыми ранними стадиями формообразования и в дальнейшем мало выражены.

ЛИТЕРАТУРА

1. Huxley J. S., Further Work on Heterogonic Growth. Biol. Zentrlbl., *47*, 151—163, 1927.—2. Idem, Discontinuous Variation and Heteregony in Forficula. Journ. of Genet., *17*, 309—327, 1927. 3. Idem, Studies on Heterogonic Growth. Journ. of Genet., *18*, 45—53, 1927.—4. Idem, Growth-gradients and the Development of Animal Form. Nature,

23, 563—564, 1929.—5. Idem, Relative Growth of Mandibles in Stag-Beetles (bucanidae). Linn. Soc. Journ. Zool., *37*, 675—703, 1931.—6. Idem, Notes on Differential Growth. Amer. Nat *65*, 289—315 1931.—7. Idem and Richards O. W., Relative Growth of the Abdomen and the Carapace of the Shore-Grab Carcinus moenas. Journ. Marine Biol. Assoc. Unit. Kingdom. *17*, 1001—1016, 1931.—8. Idem and Tazelaar M. A., Growth-gradients and the Axial Relations of the Body., *123*, 910, 1929.—9. Kunkel B. W., and Robertson J. A., Gontributions to the Study of Relative Growth in Gammarus chevreuxi. Journ. Marine Biol. Assoc. Unit. Kingdom., *15*, 655—681, 1888—10. Show M. E., A Contribution to the Study of Relative Growth of Parts in inachus dorsettensis Brit. Journ. Exp. Biol., *6*, 145—160, 1928.—11. Schmalhausen J. J., Серия работ в Archiv für Entw.-mechanik., 1925—1933.—12. Шмальгаузен И. И., Серия работ в „Збірниках праць Біолог. інститут ВУАП", Киев, ВУАП, 1—5, 1925—1932.—13. Idem, Работы в „Збірниках дослідів над індивид. розвиткем тварин", Киев, ВУАП, *6—7*, 1933—1934.—14. Шпет Г. И., К познанию роста насекомых. Зоологич. журн., *13*, 135—206, 1934.—15. Idem, Развитие систематичных відмін в онтогенезі. Дослідження над простокрильиями. Збірник дослідів над индивид. розвиткем тварин, Киев, ВУАП, 6, 1933.—16. Spett G. I., Entwicklung der sekundären Geschlechtsmerkmale in der Ontogenese des Chorthippus parallelus Zett. (Orthoptera). Arch. f. Entw.-mechanik. ,*122*, 598—628, 1930.—17. Idem, Entwicklung der Artunterschiede in der Ontogenese zweier Arten der Gattung Chorthippus (Orthoptera). Arch. f. Entw.-mechanik, *124*, 241-272, 1931.—18. Idem und Schaposchnikow A. I., Die Variabilität des männlichen und weiblichen Geschelchts bei Käfern. Zeitschr. f. Morph. u. Oekol. der Tiere, *22*, 121—162, 1931.—19. Шпет Г. И. и А. И. Шапошников, Розвиток статевого диморфізму у Blatta orientalis. Збірник дослід. над індив. розвиткем тварин., Киев, ВУАП, *7*, 193 .—20. Tazelaar M. A., A Study of Relative Growth Uca pugnax, Arch. f. Entw.-mechanik, *129*, 393—401, 1933.—21. Idem., A Further Study of the Growth of Parts in Palaemon carcinus.

FORMATION OF THE SYSTEMATIK CHARACTERS IN THE ONTOGENESIS OF BAIKAL GAMMARIDS

By G. J. Spett.

The author has investigated five species of the Baikal gammarids. The aim was to compare the developmeut of systematic differences.

13—16 characters were measured in each specimen of every species and stage. The results are summarized in a table. This table contains the mean arithmetic values for differents stages (*MM*) and the ratios (*pp*) of absolute sizes of different characters and the absolute size of the standard—the breadth of the first segment of the body.

The investigated gammarids show in general a proportional growth of the parts of the body and no original difference in the rate of growth that would cause the differentiation of systematic differences. We see in this respect a complete analogy with the Orthoptera investigated by the author.

Systematic differences depend on a corresponding difference observed already in the young stages. Further they do not increase almost.

The action of the genes leading to systematic differences is evidently not by purely quantitative changes in the rate of growth of different characters but by their influence—an influence of complex qualitative nature—on the differentiation processes.

This action is probably manifested chiefly in the young stages of the development when the formation of organs takes place.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XIV 1935 г. ВЫП. 4

БОРЬБА ЗА СУЩЕСТВОВАНИЕ У ЩИТОВКИ CHIONASPIS SALICIS L.

Ф. Х. Якубова (Самарканд)

Как показали работы Е. С. Смирнова и его сотрудников[1], плотность населения является очень важным экологическим фактором у щитовок Lepidosaphes ulmi L. и Chionaspas salicis L. Этот экологический фактор резко ограничивает размножение щитовок: наблюдающаяся конкуренция в борьбе за площадь ведет к преждевременной гибели значительной части населения. В частности соревнование за место в имагинальной стадии жизни щитовок вызывает массовую гибель самок, еще не отложивших яйца. Они остаются таким образом без потомства.

Мои исследования, посвященные вопросу о борьбе за существование в связи с плотностью населения, были произведены над щитовкой Chionaspis salicis L. Эта щитовка имеет широкое распространение, она является вредителем деревьев липы, ясеня, тополя, ивы и др. При сильном заражении дерева она густым слоем покрывает кору. Материалом для моих наблюдений служили ветви липы, взятые из Московского ботанического сада, где было массовое заражение этой щитовкой.

Наблюдения производились зимой, и я следовательно имела дело с зимующими яйцами, покрытыми щитами мертвых самок.

Просматривая большое количество мертвых щитовок и изучая искривления щита, можно обнаружить целый ряд данных, говорящих об имевшем место в процессе развития соревновании щитовок за площадь. Поясню свои данные рисунками, где приведены наиболее характерные примеры.

Для сравнения возьмем рис. 1, на котором представлена щитовка с нормальным щитом, развитие которого происходило на гладкой поверхности коры при незначительной плотности населения. Мы видим, что щит имеет здесь правильную, симметричную форму. Но не всегда кора бывает гладкой и ровной, в большинстве случаев на ней есть неровности, выпуклости, которые образуют препятствия для роста щитовок. Насекомые в свою очередь путем искривления своего щита приспособляются к этим условиям роста.

На рис. 2 представлен такой случай, когда щитовка в начале своего развития росла вполне нормально, но затем встретила с двух сторон

[1] E. Smirnov und N. Wiolovitsch, Über den Zusammenhang zwischen der Populationsdichte und Eierproduktion der Weibchen bei der Schildlaus Chionaspis salicis L., Ztschr. angew. Entom., 20. 1933.

E. Smirnov and W. Polejaeff. Density of population and sterility of the females in the Coccid Lepidosaphes ulmi L., Journ. Anim. Ecol., 3, 1934.

E. Smirnov und W. Polejaeff, Kampf um den Raum bei der Schildlaus Lepidosaphes ulmi L, Ztschr. angew. Entom., 21, 1924.

препятствия, которые вынудили ее изменить направление роста щита.

При этом, попав в узкое пространство между выступами коры, щит принял удлиненную, вогнутую с обеих сторон форму. Бывают и другие случаи, которые весьма характерны для данного вида и совершенно не обнаруживаются у Lepidosaphes ulmi L., изученного Смирновым и Полежаевым в аналогичном направлении, так как невозможны здесь ввиду большой твердости щита. Именно у Chionaspis salicis L. встречаются такие формы, которые резко укло-

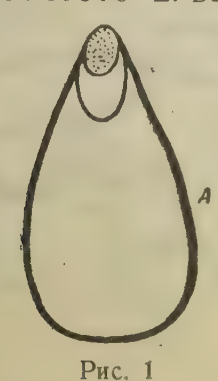


Рис. 1

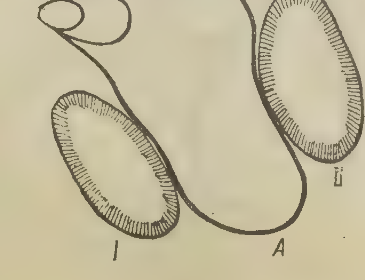


Рис. 2

няются от своего нормального вида и характеризуются причудливыми очертаниями щита, — следствие пространственных условий роста.

Chionaspis salicis L. по строению щита отличается от Lepidosaphes ulmi L. Последний вид характеризуется резко очерченными границами своего плотного щита, который выпукло выделяется на коре; даже при большой плотности легко отличить границы отдельных щитовок. Их щит, изменяя свою форму вследствие различных препятствий, дает более или менее однообразные искривления. Щит же Chionaspis salicis L. отличается мягкостью и эластичностью. Границы его трудно различимы, он плотно прилегает к коре, почти не образуя выпуклости. В особенности при большой плотности границы щитов почти сливаются и образуется сплошная масса. Но при внимательном просмотре легко убедиться в том, что очертания все же достаточно определенны. Обладая таким мягким щитом, Chionaspis salicis L. имеет возможность придавать ему различную форму в зависимости от встречи с другими щитовками и иными препятствиями. Нередко щит как бы вливается подобно густой вязкой жидкости в свободное пространство независимо от его формы, и резко меняют свой нормальный вид. Кроме этого, встречая препятствие, щитовки обходят его, как бы обтекая, причем край щита принимает форму данного объекта.

У наших щитовок густое заселение ведет к борьбе за территорию. Щитовки ведут сидячий образ жизни. Место на коре, к которому они прикреплены, служит им источником питания: вонзив сюда свой хоботок, они остаются неподвижными до конца своей жизни.

В момент прикрепления в стадии личинки щитовки еще малы и имеют достаточно места. При дальнейшем росте территория, которая первоначально могла уместить и обеспечить всех молодых особей, начинает с каждым днем уменьшаться за счет увеличения роста каждой щитовки. Вследствие этого начинается борьба между особями за место, обеспечивающее их дальнейшее существование. В связи с этим часть их погибает в результате вытеснения соседями.

Для своих наблюдений я брала только щиты самок, так как для этой цели самцы менее подходят: они мельче самок и, будучи менее многочисленны, не дают густого заселения.

На рис. 3 щитовка *А* имеет вид графина с узким горлышком. Такая форма получилась ввиду того, что щитовка первоначально росла в стесненных условиях в промежутке между двумя препятствиями, но в дальнейшем попала на свободную территорию и, продолжая свой рост, приблизилась к нормальному виду. На рис. 4 мы видим еще более резкое уклонение от нормы. Рост щита направлен здесь

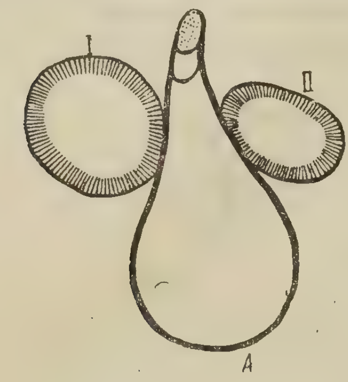



Рис. 3

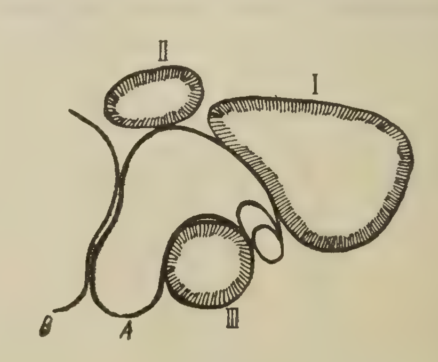


Рис. 4

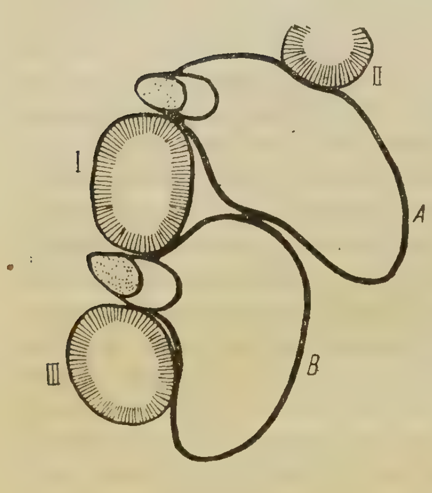


Рис. 5

в обход нескольких препятствий. Он начинается по склону препятствия I, принимая его контуры; щитовка *А* встречает выпуклость II, которая вынуждает ее резко изменить направление роста. Далее она делает поворот в противоположную сторону и тут же упирается в другую щитовку *В*, которая, будучи прикреплена рядом с ней, доросла до нее. Столкнувшись, они изменяют направление роста и далее растут параллельно, не мешая друг другу, а лишь слегка искривляя свои щиты. Кроме этого щитовка *А* с другого бока своего щита имеет еще выпуклость III, которую ей приходится обходить обтеканием, причем образуется большая вогнутость щита. Таким образом щитовка заполняет своим щитом все свободное промежуточное пространство между четырьмя препятствиями и заканчивает свой рост, принимая при этом оригинальную форму, которую невозможно встретить при нормальном росте на гладкой поверхности коры. Но даже такое резкое искривление не отражается вредно на общем развитии насекомого. Рост не останавливается, меняется только форма щита и образуются различные искривления, выпуклости и вогнутости. Имагинальная стадия достигается.

На рис. 5 дан пример искривлений двух щитовок, имевших место опять-таки вследствие неровности коры.

Щитовка *А* и *В* расположились по обе стороны выпуклости коры I, которую обходят обтеканием, принимая ее очертания. Кроме этого щитовка *А* с противоположной стороны встречает незначительную приподнятость II, которую она минует, чуть вдавливая свой щит. Щитовка *В* в это время растет в небольшом промежутке между двумя препятствиями I и III, которые изменяют ее форму и придают ее переднему концу вид выделяющейся головки.

Затем она растет уже свободно, но встречается с щитовкой *А*, которая вынуждает ее изменить направление, вследствие чего щитовка *В* приобретает изогнутую форму щита.

Приведенные рисунки дают нам ряд конкретных примеров столкновений щитовок с природными препятствиями, в данном случае с выпуклостями коры. Благодаря мягкости и эластичности щита, они имеют возможность принимать разнообразную форму в зависимости от того, в каких условиях существования приходится развиваться щиту. Такие искривления щита, изменения в направлении его роста щитовки претерпевают не только при столкновениях с неровностями коры. При густой заселенности они имеют многочисленное соседство других щитовок, с которыми им тоже приходится сталкиваться. В таких случаях

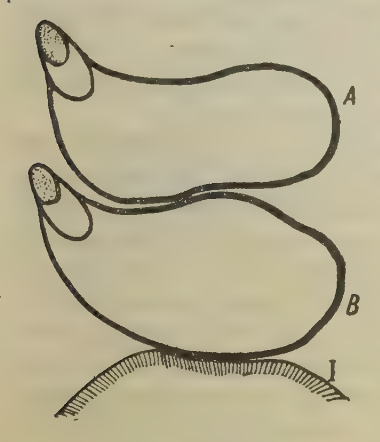



Рис. 6



Рис. 7



Рис. 8

они либо благополучно сосуществуют друг с другом, либо же происходят вытеснения, которые ведут часть особей к преждевременной гибели.

Примеры взаимодействий щитовок друг с другом, сопряженных с искривлениями щитов, дают нам следующие рисунки.

Рис. 6 представляет щитовок, растущих параллельно друг другу. Это направление вынужденное. Мы видим, что щитовка *A* во время роста встречается с соседкой *B*, которая изменяет ее направление, а щитовка *B* в свою очередь, имея препятствием выпуклости коры I, получает параллельное направление своего роста. Щитовка *A* также растет вдоль ее края, образуя впячивание и углубление. При таком взаимодействии не происходит вытеснения одной особи другой.

Характерный пример дан на рис. 7.

Щитовка *A* при своем росте встречает препятствие в виде головного конца своей соседки *B*. Благодаря тому, что щит имеет возможность принимать разнообразную форму, она, обходя голову *B*, обтекает ее и принимает ее контуры, а далее как бы растекается по обе стороны препятствия до конца своего роста. При этом на ее щите образуется углубление; это не влияет на щитовку *B*, которая продолжает расти нормально.

Рис. 8 — пример взаимодействий группы щитовок, различно изогнутых вследствие соприкосновения. Рис. 9 аналогичен предыдущему; здесь щитовка *A* только к концу своего роста попадает между голов двух соседок *B* и *C*: но она не вытесняет их, а, суживая свой щит, как бы пролезает в свободный промежуток.

Рис. 10 приводится нами как пример смешанного типа, когда имеется и близкое соседство щитовок и влияние неровностей коры. Щитовка *A* встречает соседку *B*; слегка вдавливая свой щит, она ми-

нует ее. Особь в свою очередь сталкивается с головой щитовки *C*, которую она обходит обтеканием, принимая ее очертание, но с другой стороны щита она встречает выпуклость коры II, которая изменяет направление щитовки *B*, и ее щит, будучи стеснен двумя препятствиями, принимает вид языка. На особи *C* это не отражается, и она развивается вполне нормально. Щитовка *D*, упираясь в кору I, также меняет направление и получает искривление щита.

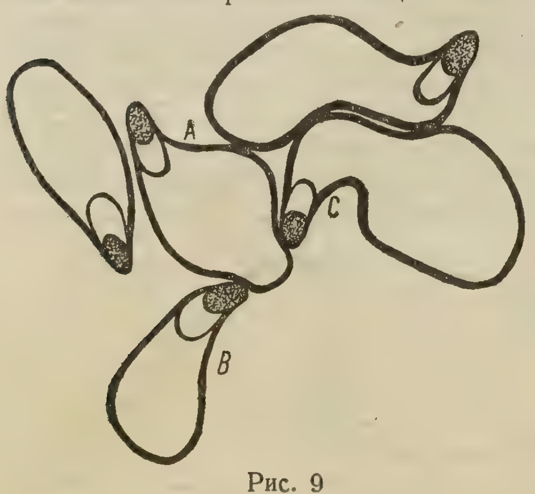


Рис. 9

Следующие рисунки дают характерные примеры того, как одна или несколько особей вытесняют других. В результате такого вытеснения самки остаются без потомства. Рис. 11 дает нам пример такого рода. На пути своего роста щитовка *A* встречает другую *B*, которую и отрывает от ее места прикрепления, занимая затем своим щитом ее место. Вытесненная, оторванная от источника питания, не имея возможности прикрепиться к другому месту, ввиду того что при отрыве от коры у нее ломается хоботок, щитовка обречена на гибель. Она погибает, не успев отложить яиц. Произведенные наблюдения (на материале в сухом виде) показывают, что у таких самок в отличие от отложивших яйца тело мельче и заполняет весь щит, тогда как у отложивших яйца тело сморщено и сосредоточено у переднего конца щита (на рисунке щиты бесплодных самок отмечены пунктиром).

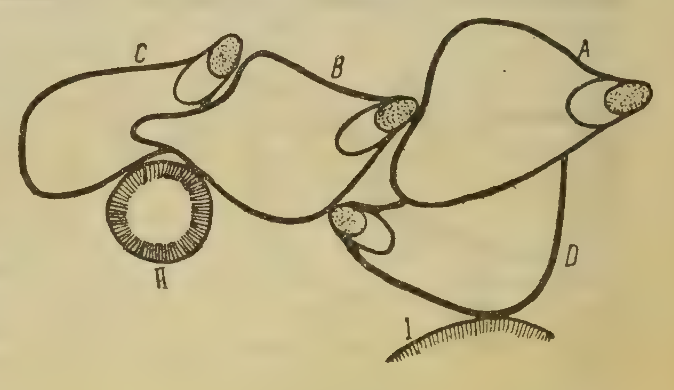


Рис. 10

Пример на рис. 12 показывает нам, как одна щитовка вытесняет точно таким же образом двух соседок, занимая их места и приводя их к гибели: щитовка *A* вытесняет особей *B* и *C*. В порядке возрастающей сложности рассмотрим следующий пример (рис. 13). Нетрудно видеть, что здесь произошло вытеснение одной самкой целых трех щитовок, погибших затем до кладки яиц. Щитовка *A* вытеснила вначале особь *B*, затем *C* и наконец *D*.

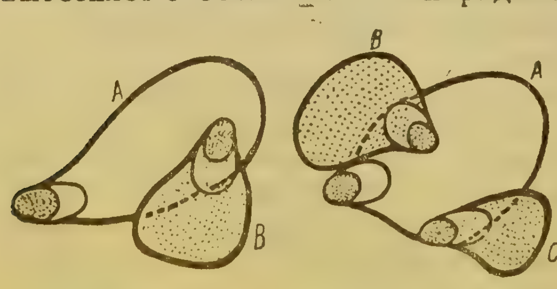
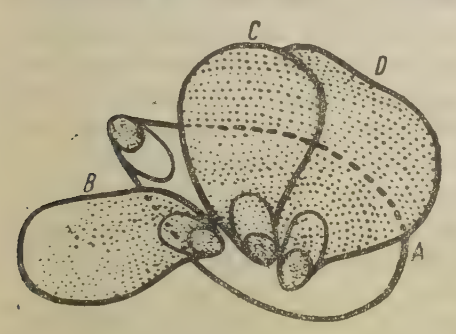


Рис. 11 Рис. 12

На рис. 14 мы видим более сложный и интересный пример вытеснения, встречающегося более редко. На рисунке у нас представлена группа из пяти щитовок, из которых погибших четыре. Разберем, как происходило последовательное вытеснение. Три особи (*B*, *C*, *D*) расположены близко друг к другу. Щитовка *D* налегает своим щитом на соседку *C*, но не мешает ей. Особь *C* в свою очередь, встретив голову соседки *B*, оторвала ее от коры и привела к гибели. В это время щитовка *A* доросла до щитовок C и *D* и тоже оторвала их от коры,

заняв их места. Уже под конец роста она встретила головой конец щитовки *E* которую также вытеснила. Сама же она достигла имагинальной стадии, приведя к гибели трех щитовок.

На рис. 15 четыре щитовки находятся в различных положениях. Щитовка *A* вытесняет особь *B*, но кроме того мы видим еще погибщую щитовку *C*. Можно было бы подумать, что ее вытеснила щитовка *A*; однако это не так. Щитовка *D* при своем росте встретила *C*, которую и вытеснила. После этого значительно позже щитовка *A* также доросла до них и налегла своим щитом на щит *D*, приподнимая голову уже погибшей особи *C*.



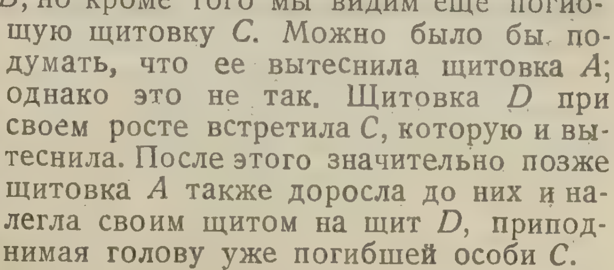


Рис. 13

Рис. 16 интересен тем, что здесь имеют место два последовательных вытеснения. Последовательность начинается от щитовки *B*, которая вытесняет при своем росте особь *C*, сама же позднее погибает от щитовки *A*. Особь *D*, слегка налегая на щит *A*, достигает нормального размера, не принимая участия в вытеснении.



Рис. 14

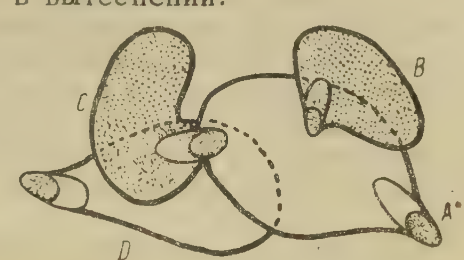


Рис. 15

Наконец рис. 17 является примером целой группы щитовок, живущих в естественных пространственных условиях. Рассмотрим их подробно и в последовательном порядке. Щитовка *A* вытесняет особь *B*,

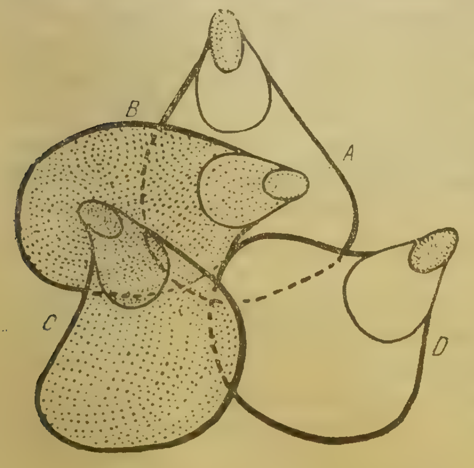


Рис. 16

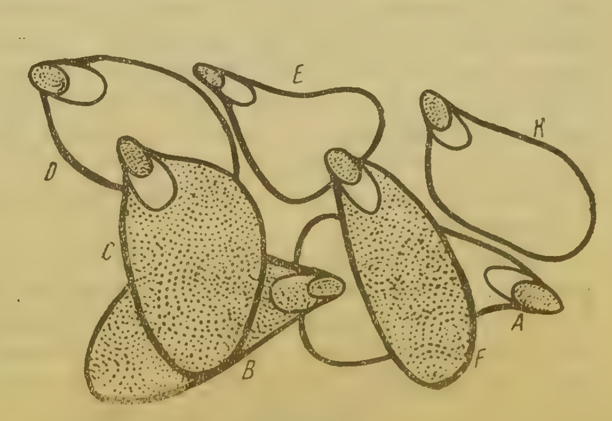


Рис. 17

на которой располагается щитовка *C*, головной конец которой затем отрывается щитовкой *D*. В то же время щитовка *E* вытесняет соседку *F*, которая всей своей задней частью помещается на щитовке *A*. Таким образом в результате столкновений из группы, состоящей из 7 щито-

вок (одна из них, *K*, не принимает участия в борьбе, будучи в стороне); остаются в живых 4, а погибают 3 щитовки.

Разобранные выше примеры дают ответ на наш основной вопрос о борьбе за существование. Щитовки, живущие при слабом заселении и на гладкой поверхности коры, развиваясь, принимают нормальную симметричную форму щита. Различные уклонения от нормы связаны с недостатком пространства. Конкуренция за территорию между щитовками начинается не с момента их прикрепления к коре; в это время они, будучи еще малы, располагают достаточным местом. Позднее, по мере их роста первоначальное пространство начинает суживаться. Щитовки начинают сталкиваться друг с другом и с различными неровностями коры, что и приводит их к различным искривлениям щитов, которые принимают разнообразную форму, часто соответствующую свободному промежуточному пространству.

Такие условия существования нередко могут привести щитовок к роковому исходу: к вытеснению одних особей другими. В результате всего этого на данной территории остается в живых и откладывает яйца только часть щитовок, первоначально заселивших кору; другая часть — вытесненные щитовки — обречена на голодную смерть.

Ввиду того что свои исследования я производила зимой, я не имела возможности оперировать с живым объектом. Но Смирнов и Полежаев, работавшие с щитовкой Lepidosaphes ulmi L., наблюдали весь рост популяции этого вида и установили таким образом факт вытеснения на живом материале. Естественно принять это и для нашей щитовки Chionaspis salicis L.

Настоящая работа выполнена в энтомологической лаборатории Зоологического института Московского государственного университета под руководством проф. Е. С. Смирнова.

DER KAMPF UMS DASEIN BEI DER SCHILDLAUS CHIONASPIS SALICIS L.

F. Jakubowa (Samarkand)

Zusammenfassung

Auf Grund seiner Studien an den Schildläusen Chionaspis salicis L. und Lepidosaphes ulmi L. hatte E. Smirnov mit seinen Mitarbeitern feststellen können, dass eine übernormale Bevölkerungsdichte der Läusepopulation ein massenhaftes Absterben der unreifen Weibchen beider Arten nach sich zieht. Was die zweite Art betrifft, so wurde hier die Ursache dieser Erscheinung fetsgestellt, nämlich: gegenseitige Behinderung infolge Raummangels bedingt, dass die wachsenden Schildläuse einander verdrängen und von der Rinde losreissen, wobei ein gewisser Prozentsatz der Läuse verhungert.

Dieses Ergebnis erhielt die Verfasserin auch beim Studium der anderen Art, Chionaspis salicis L. Es ergaben sich dabei manche interessante Besonderheiten, welche mit einer grösseren Elastizität des Schildes dieser Art zusammenhängen. Ein Zusammenstossen der wachsenden Läuse führt nicht immer den Tod herbei. Auch in den Fällen, wo das wachsende Schild einer Laus das Kopfende einer anderen trifft, kann letztere zuweilen am Leben bleiben, was bei Lepidosaphes ulmi mit ihrem harten Schild niemals der Fall ist. Der Kampf ums Dasein bei unserer Art ist zwar ebenfalls die Folge eines Raummangels, verläuft jedoch weniger intensiv als bei L. ulmi.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XIV 1935 г. ВЫП. 4

РАЗМЕР ТЕЛА ЩИТОВКИ LEPIDOSAPHES ULMI L. И ПЛОДОВИТОСТЬ

Ф. Х. Якубова (Самарканд)

В этой статье мной рассматриваются два вопроса: зависимость 1) количества и 2) размера яиц названной щитовки от величины ее тела.

Работа сделана на зимующих яйцах. Поскольку у данного вида самки умирают еще осенью, в качестве показателя величины их тела бралась длина щита.

Для изучения этих вопросов была взята щитовка Lepidosaphes ulmi L. Благодаря ясно выраженным границам ее твердого щита она легко поддается точному измерению. Наблюдения показали, что среди самок щитовок имеет место сильная изменчивость. Можно было думать, что эта индивидуальная изменчивость отражается также и на их плодовитости. Это и подтвердили мои исследования.

Для разрешения первого вопроса о связи размера щита с плодовитостью, т. е. с количеством отложенных яиц, мной применялась следующая методика.

Брались особи различного размера, особенно же очень крупные и очень мелкие и производилось измерение длины их щитов.

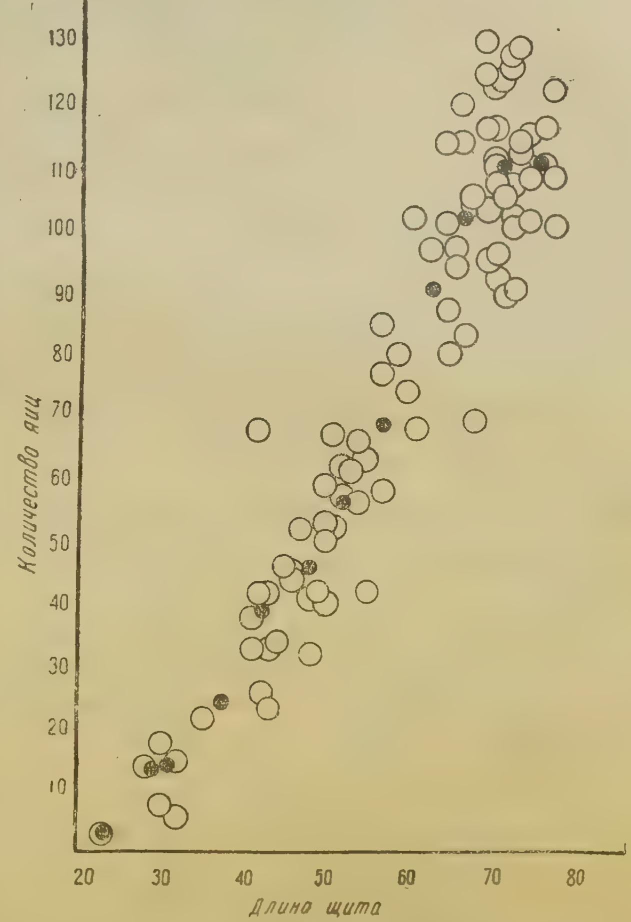


Рис. 1. Связь между длиной щита и количеством яиц. Черные кружки соответствуют средним значениям, взятым по классам длины щита

При этом я избегала брать густо заселенные ветви, на которых преобладали искривленные щиты, трудно поддающиеся измерению, а брались только особи правильной формы, симметричные.

После измерения длины щита у каждой щитовки подсчитывалось общее количество яиц. При подсчете учитывались также высохшие

и поврежденные яйца. Таким образом была измерена длина щита у 100 самок и у них же подсчитано количество яиц.

Результат приведен на диаграмме (рис. 1), наглядно показывающей зависимость количества яиц от размера тела. Здесь по оси абсцисс отложен размер щита, по оси ординат — количество яиц.

Для определения формы связи обеих переменных ввиду сильной дисперсии полученных точек я поступила следующим образом. Для каждого вертикального столбца диаграммы, соответствующего определенному интервалу признака размера щита, вычислялась средняя арифметическая обоих признаков.

В отличие от индивидуальных значений, обозначенных простыми кружками эти средние на диаграмме обозначены черными кружками меньшего размера. Расположение этих последних дает более определенное представление о зависимости числа яиц от размера.

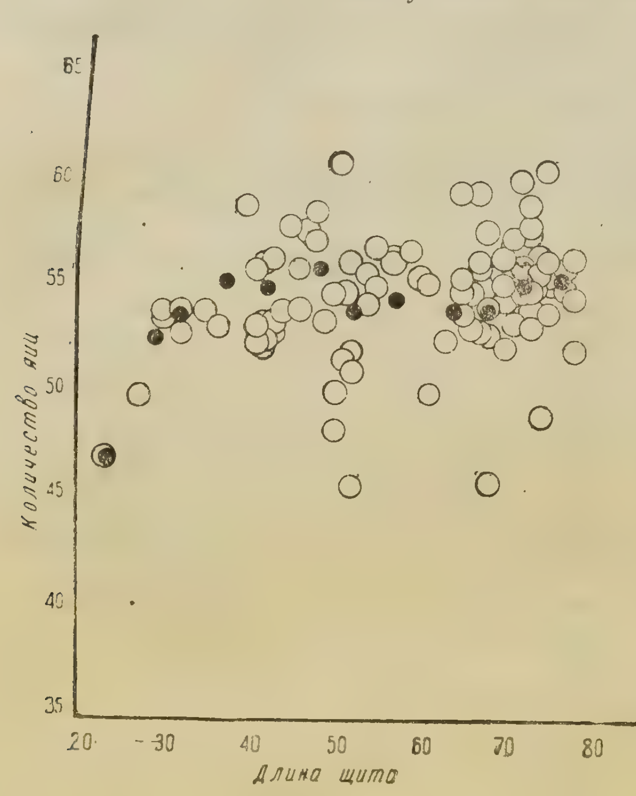


Рис. 2. Связь между длиной щита и длиной яйца

Мы видим, что связь имеет вполне закономерный характер; с увеличением щита сначала имеет место интенсивный рост количества яиц, затем при достижении среднего размера происходит перелом, и далее количество яиц возрастает все с более и более замедленной скоростью. Наконец у самых крупных особей рост числа яиц останавливается несмотря на продолжающееся возрастание длины щита.

Кривая связи в общем имеет логистическую форму. Тесноту связи обеих переменных показывает корреляционное отношение $\eta = 0{,}938 \pm 0{,}012$; как видим, связь очень сильна.

Обратимся теперь к другому вопросу — к зависимости размера яиц от размера тела. Для выяснения этого у каждой вышеизмеренной щитовки отбиралось 15—25 штук яиц, имеющих нормальную эллипсоидальную форму, и измерялась их длина и ширина. При этом у щитовок, имеющих незначительное количество яиц, они измерялись все. Для каждой щитовки вычислялась средняя обоих признаков.

Здесь также обнаруживается зависимость размера яиц от размера щита. Диаграмма (рис. 2) иллюстрирует форму связи обеих переменных. Здесь по оси абсцисс отложен размер щита, по оси ординат — средняя длина яиц. Как и в первом случае, дисперсия точек значительна. Ввиду этого мы и здесь вычисляли средние арифметические столбцов, обозначенные на диаграмме черными кружками.

Кривая связи в данном случае имеет логарифмическую форму.

Вначале она быстро поднимается с возрастанием размера щита, но в скором времени достигает предельного уровня и на нем останавливается, далее давая лишь неопределенные колебания вверх и вниз.

Тесноту связи обеих переменных показывает корреляционное отношение $\eta = 0,656 \pm 0,043$.

Сравнивая форму кривых на рис. 1 и 2, мы видим, что как в одном, так и в другом случае вначале кривые дают резкое повышение. Затем подъем кривых замедляется и наступает предел. Но первая кривая имеет логистическую форму, она имеет перегиб. Рост ее прекращается лишь при очень большом размере щита. Вторая кривая имеет логарифмическую форму, она только вначале дает значительный рост, который прекращается уже при незначительном размере щита, быстро достигая предела.

Резюмируя наши данные, мы видим на примере этих двух кривых и корреляционных отношений, что существует определенная положительная зависимость от размера щитовок как плодовитости (т. е. числа яиц), так и величины яиц. При этом число яиц связано с размером щита гораздо больше, чем их величина.

В заключение считаю долгом выразить свою глубокую благодарность Евгению Сергеевичу Смирнову за внимательное и ценное руководство при выполнении данной работы и Максу Людвиговичу Левину за просмотр работы и ценные указания.

KÖRPERGRÖSSE UND FRUCHTBARKEIT DER SCHILDLAUS LEPIDOSAPHES ULMI L.

F. Jakubowa (Samarkand)

Zusammenfassung

Die Variabilität der Körpergrösse von Lepidosaphes ulmi ist von einer entsprechenden Variation der Fruchtbarkeit begleitet. Eine Analyse der überwinternden Eier ergibt eine starke Korrelation zwischen Schildlänge und Eierzahl (Abb. 1, $\eta = 0,938 \pm 0,012$). Die entsprechende Kurve ist von logistischem Typus. Der Zusammenhang zwischen Schildgrösse und Eierlänge ist weniger scharf ausgeprägt (Abb. 2, $\eta = 0,656 \pm 0,043$)· die Kurve ist eine logarithmische.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XIV 1935 г. ВЫП. 4

УСЛОВИЯ СУЩЕСТВОВАНИЯ И ИНДИВИДУАЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ У АЗИАТСКОЙ САРАНЧИ (Locusta migratoria L.)

Е. Х. Золотарев

Из лаборатории энтомологии МГУ

ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ОПТИМУМ[1]

В вып. 3 за 1933 г. (т. XII) Зоологического журнала напечатана статья И. Ежикова „Индивидуальная изменчивость и оптимум“. Работа делится на две части: экспериментальную часть и обзор имеющейся литературы по данному вопросу. Автор, критикуя определение понятия оптимума, данное Янишем (E. Janisch), пытается дать свое определение. Имея дело в экспериментальной части своей работы с Drosophila melanogaster (линия Флорида) и палочником Carausius morosus, автор пришел к следующим выводам:

1) минимальная изменчивость является критерием оптимальности существования вида;

2) на границах ареала распространения вида можно ожидать увеличение изменчивости в силу нарастания „элементов неоптимальности“ условий существования.

В настоящем сообщении мы не будем касаться разбора опытов автора и данных других исследователей, склоняющихся к этому же выводу, хотя мы и не можем с ними вполне согласиться; мы сделаем это несколько позже, подобрав более разносторонний и многочисленный материал, здесь же ограничимся рассмотрением выводов Ежикова (1933) относительно роли оптимума в индивидуальной изменчивости организма применительно к азиатской саранче (Locusta migratoria L.).

Не давая пока развернутого определения понятию optimum, мы с самого начала должны оговориться, что под оптимумом развития и существования животного мы прежде всего понимаем такое сочетание и комбинацию трофических, метеорологических и других условий, имеющих место в природе, которое более всего способствует возможно большему размножению и пространственному распространению, а также наилучшим образом обеспечивает сохранение вида как в процессе индивидуальной жизни одного отдельно взятого организма, так и на протяжении целого ряда поколений. Исходя из этого, объект изучения мы взяли именно из природы, а не из лаборатории, где вообще трудно говорить о полноценной оптимальности среды,

[1] Из всего комплекса вопросов об изменчивости азиатской саранчи в различных условиях ее существования, в настоящем сообщении затрагивается только один — об оптимуме и изменчивости, другие — условия существования и абсолютные размеры тела, степень оптимальности среды и половой диморфизм у азиатской саранчи, вопрос о фазовой изменчивости в зависимости от экологической обстановки и т. д.— мы предполагаем осветить позже.

так как она всегда в той или иной мере оказывается нарушенной, непохожей на природную. Может быть именно этим и объясняется то обстоятельство, что выводы Ежикова (1933), претендующие, как это следует из его работы, на всеобщность и абсолютную приложимость к любым живым объектам, при нашей попытке проверить их на азиатской саранче не находят себе подтверждения.

1. РАЗМАХ ВАРИАЦИИ И УСЛОВИЯ СУЩЕСТВОВАНИЯ

Попытка биометрической характеристики азиатской саранчи впервые, как известно, была сделана Уваровым (1921), с тех пор мы имеем достаточно большую литературу по данному вопросу. Правда, литература эта трактует главным образом вопрос о сравнительной изменчивости стадной и одиночной фаз, тем не менее мы имеем в ней и интересующие нас данные.

Прежде всего обратимся к работе Г. Ф. Гаузе (1927); в ней на стр. 6 автор приводит таблицу коефициентов изменчивости азиатской саранчи с Северного Кавказа за 1925 и 1926 гг., причем помещаемые в таблице показатели С% вычислены отдельно для самок и для самцов. Из текста узнаем, что материалом для данной таблицы явилась азиатская саранча (imago), полученная из Терского округа, с Баталинской Стазра „из стай во время известного нашествия саранчи на Северный Кавказ летом 1926 г. Дата сбора 2—13.IX. 1926", и „Саранча, собранная на Северном Кавказе летом 1925 г. Дата: Величаевка (Кума), июль". Анализируя приведенную таблицу, мы убеждаемся, что 1926 г. по всем показателям: длине pronotum, длине задних бедер и длине надкрылий, — дает меньший коефициент изменчивости, чем 1925 г. Так, если длина pronotum у самцов в 1925 г. оказалась 5,56 ± 0,35, то в 1926 г. она была 4,63 ± 0,22, то же и у самок: 1925 г.— 5,12 ± 0,34, а 1926 г.—4,05 ± 0,19. Налицо явное уменьшение величины С% в 1926 г.; та же картина и с другими показателями (табл. 1). Где причина такого уменьшения изменчивости? По Ежикову (1933) она должна лежать в улучшившихся экологических условиях для саранчи в 1926 г., поскольку этот год дал меньший С%. Однако, как мы увидим ниже, здесь как раз имеет место обратное явление, т. е. уменьшение С% в 1926 г. явилось следствием ухудшения условий существования азиатской саранчи на Северном Кавказе в 1926 г.

Таблица 1. С % L. migratoria L., Северный Кавказ

Признаки	Самцы		Самки	
	1925 г.	1926 г.	1925 г.	1926 г.
Длина pronotum	5,56 ± 0,35	4,63 ± 0,22	5,12 ± 0,34	4,05 ± 0,19
Длина задних бедер . .	4,85 ± 0,30	3,69 ± 0,17	5,72 ± 0,38	4,50 ± 0,21
Длина надкрылий . . .	4,08 ± 0,26	3,88 ± 0,18	4,02 ± 0,27	—

Посмотрим прежде всего, что говорит по этому поводу сам Гаузе (1927). Приводя нижепомещаемую таблицу (табл. 2), он констатирует, что „удается установить уменьшение изменчивости в 1926 г., причем сравнительная изменчивость отдельных признаков и соотношение между изменчивостью ♂ и ♀ почти не изменяются. В средних величинах и коефициентах корреляции не намечается статистически достоверных различий.

r. pron. надкрылий = 0,564 ± 0,069 (♂♂ 1925 г.)
r. pron. надкрылий = 0,549 ± 0,047 (♂♂ 1926 г.)

Таблица 2

1925 г.	1926 г.
MC_{12} ♂ = 5,20 ± 0,46	MC_{12} ♂ = 4,16 ± 0,28
MC_{12} ♀ = 5,42 ± 0,55	MC_{12} ♀ = 4,27 ± 0,28

Несколько ниже он поясняет „...большая изменчивость, на что указывал еще Уваров (1921), служит характерной особенностью фазы danica. Эти изменения в сторону migratoria-видности стоят повидимому в связи с условиями больших стай, которые образовывала саранча 1926 г...“. На наш взгляд в объяснении причин здесь Гаузе (1927) близок к истине. Но все же он допускает некоторую ошибку, приписывая уменьшение изменчивости якобы действию большей кулижности саранчи в 1926 г., „условиям больших стай“. Дело в том, что большая кулижность саранчи также имела место и на Куме в 1925 г.; об этом свидетельствуют хотя бы опубликованные материалы 1-й Северокавказской авиационной экспедиции по борьбе с саранчой 1925 г. (Свириденко, 1926); другое дело, что саранча оттуда не вылетела на культурные земли Северного Кавказа, как это она сделала в 1926 г. Последнее обстоятельство указывает на то, что видимо большие стаи 1926 г. сами явились следствием изменившейся в 1926 г. по сравнению с 1925 г. экологической обстановки, которая и обусловила меньшую изменчивость саранчи. Вопрос следовательно сводится к установлению условий существования саранчи на Северном Кавказе в эти два нас интересующие года.

Наша задача была бы вряд ли выполнимой или во всяком случае могла бы вызвать большие дебаты, если бы мы попытались заняться теперь установлением этих условий, основываясь хотя бы на данных метеорологических организаций и других косвенных источниках. К счастью выбранный объект—азиатская саранча—в силу своей большой экономической значимости и биологического интереса привлекал в прошлом, да и привлекает еще в настоящее время к себе внимание многочисленных исследователей. Именно в силу этого обстоятельства мы имеем работу, специально посвященную анализу причин, вызвавших массовый налет саранчи на поля Северного Кавказа в 1926 г. Я имею в виду работу северокавказского специалиста по саранче Л. З. Захарова (1926). Анализируя состояние саранчовых гнездилищ на Северном Кавказе к 1925 г., Захаров (1926) прежде всего отмечает, что „... к 1925 г. плавни рек восточной части Северного Кавказа Сулака, Терека, Кумы, а также обширные приморские плавни по западному берегу Каспия от Сулака до Кумского прорана (протока), развивают огромные количества саранчи“. „Летом 1925 г. этот район (Терско-Сулакский. *Е. З.*), а также плавни низовьев Кумы... дают большое количество стай, устремляющихся отсюда в западном и северо-западном направлении“. Этому расселению благоприятствуют условия погоды и ветров. Вылетев из своих гнездилищ и достигнув благодаря целому ряду поясняемых Захаровым (1926) причин Калмыцких и Каранагайских песчаных степей, саранча в силу исключительно благоприятных условий года нашла в них зеленеющую еще растительность и заложила там свои кубышки. Захаров (1926) так характеризует условия остановки саранчи в необычной для нее степной обстановке: „Одним из основных условий, вызвавших размещение саранчи по степям, является необычное вообще для этих полупустынных мест прекрасное состояние растительного покрова. Обычно растительность

Калмыцких, Туркменских и Каранагайских степей к концу лета, т. е. к началу окрыления саранчи, выгорает... Конечно такое состояние растительности не может привлечь саранчу, и действительно на протяжении ряда лет на массовое поселение саранчи в степях нет указаний несмотря на близость к ним постоянных саранчовых гнездилищ...“ И дальше: „Метеорологические условия лета прошлого (1925. *Е. З.*) года были исключительными... Весенние месяцы... дают нормальное количество осадков или даже несколько больше среднего, летние же не в пример прошлым годам изобилуют ими“. Все это привело к тому, что „... состояние растительности в 1925 г. было исключительно благоприятным для прокорма здесь неограниченных количеств азиатской саранчи. Ей не нужно было искать более благоприятных для себя условий в отношении питания; здесь она кормилась в период созревания ее яичников, здесь и заложила кубышки“. Из этих цитат ясно одно, что 1925 г. явился исключительно благоприятным годом для существования саранчи, вызвавшим, с одной стороны, ее сильное размножение (что конечно было подготовлено и в предшествующие годы), затем хорошее развитие и наконец массовый вылет на остающиеся до самой осени зелеными степи. Условия 1925 г. таким образом наиболее приближались к оптимальным условиям существования саранчи.

Теперь обратимся к той же работе Захарова (1926) за характеристикой условий обитания саранчи в 1926 г., повлекших ее вылет на культурные земли Северного Кавказа. „Отрождение в степных очагах началось рано... Условия погоды благоприятствовали развитию яиц... Количество осадков в весенне-летние месяцы, вполне казалось бы достаточное для успешного развития растений... не оказывает нужного эфекта на растительный покров степей. Растения всходят недружно, плохо развиваются, многие усыхают, не закончив развития (Eragrostis poacoides В. Р.). ...Отродившаяся саранча уже в третьем и четвертом возрасте своей личиночной жизни начинает испытывать в степях вследствие указанных условий, недостаток питания и вероятно влаги. Злаков мало, да и они начинают увядать и подсыхать, личинкам ничего не остается делать, как только кочевать с места на место в поисках свежих сочных кормов. Эти передвижения огромных масс личинок на значительные, не совсем обычные для пешей саранчи расстояния подтверждают высказанное положение о недостатке в степях к началу лета корма для нее как причине этих длительных передвижений (а впоследствии и дружных одновременных вылетов оттуда)...“

„Окрыление степной саранчи произошло в конце июня и в первых числах июля... Через несколько дней, 8—12 июля и даже ранее, не задерживаясь долее в степи, саранча вылетает из мест своего окрыления и устремляется, повинуясь господствующим в первую декаду июля ветрам, на запад и северо-запад, заполняя своими стаями прежде всего Сальский, Ставропольский и Терский округа нашего края“. Приводимые в табл. 1 величины С% как раз и относятся к саранче из Терского округа. В результате нам удалось установить, что уменьшение С% для саранчи 1926 г. явилось совсем не следствием густоты стай, из которых она была взята (стаи были так же густы и в 1925 г., когда саранча из плавней выселялась в зеленеющие Калмыцкие и Каранагайские степи), а результатом плохих условий существования саранчи в степях в 1926 г., откуда она вылетела в Терский округ. Другими словами 1926 г. был годом менее оптимальным для существования саранчи, чем 1925, следствием чего явилось уменьшение ее изменчивости.

В доказательство того, что это именно так, а не как-либо иначе, позволим себе остановиться еще на одном факте, также относящемся к биометрической характеристике саранчи 1926 г. с Северного Кавказа, но уже воспитывавшейся в несколько более благоприятных, чем

степные, условиях — в плавнях по Аграханскому заливу Каспийского моря.

В 1930 г. опубликована работа В. Н. Макаловской (1930). В этой работе нас будут интересовать только данные автора по величине С%, относящиеся к азиатской саранче, собранной ею лично в первых числах сентября 1926 г. в районе прибрежных плавней по Агроханскому заливу[1], иначе относящиеся к саранче, воспитанной в более благоприятной и свойственной этому насекомому плавневой обстановке[2], чем терская саранча. Макаловская (1930) в табл. 1 своей работы (стр. 266—267) приводит интересующие нас коефициенты для 13 признаков, вычисленные на основании промеров большого числа экземпляров (для особей с прямым килем N = от 250 до 300, для особей с вогнутым килем — от 58 до 95, для разных признаков бралось неодинаковое число промеров). В нашу табл. 3 мы взяли только приводимые ею величины С% для трех признаков, которые вошли в табл. 1, что вызвано необходимостью сравнения показателей вариации „плавневой" саранчи Макаловской (1930) и „степной" саранчи, изученной Гаузе.

Из табл. 3 мы ясно видим, что по крайней мере по двум наиболее константным признакам — длине pronotum и длине задних бедер как для ♂♂, так и для ♀♀ — плавневая саранча дает бо́льшие показатели вариации, чем степная, что также подтверждает вышеустановленную закономерность.

Таблица 3. С% L. migratoria L. Северный Кавказ, 1926 г.

Признаки	„Степная" саранча		„Плавневая" саранча[3]			
			Киль прямой		Киль вогнутый	
	самцы	самки	самцы	самки	самцы	самки
Длина pronotum . .	4,63±0,22	4,05±0,19	5,19±0,14	5,25±0,16	4,99±0,24	5,89±0,34
Длина задних бедер .	3,69±0,17	4,50±0,21	4,02±0,12	4,71±0,14	4,06±0,20	4,71±0,28
Длина надкрылий . .	3,88±0,18	—	3,39±0,09	3,85±0,12	3,33±0,16	3,49±0,22

Необходимо остановиться на обратной картине в показателях вариации длины надкрылий — имеющаяся здесь одна цифра (3,88) для ♂♂ „степной" саранчи несколько больше соответствующих цифр для ♂♂ из плавневой обстановки (3,39 и 3,33), но если приписать к 3,88 их вероятную ошибку 0,18, то мы увидим, что разница между цифрами окажется статистически недостоверной, так как за вычетом 5 ошибок мы имеем 3,88—5 × 0,18 = 2,98 — величину, очень близко подходящую к соответствующим величинам С% для самцов „плавневой" саранчи

[1] Макаловская (1930) почему-то район сбора называет степью, причем говорит, что „степь была покрыта зарослями камыша (Phragmites communis L.), чередующимся с солончаковыми растениями". Чтобы не вносить путаницу, подчеркиваем, что данное название места сбора никак не соответствует тем Калмыцким и Каранагайским степям, о которых речь шла выше. Здесь мы имеем типичную приморскую плавню, часто довольно сухую, с массой засоленных возвышенных гряд (обычно остатки кос отступающего моря), поросших степной или солончаковой растительностью.

[2] Нам могут возразить: на каком основании мы считаем плавневые условия наиболее благоприятными и свойственными перелетной саранче L. migratoria L.). Этот момент нам кажется в настоящее время настолько твердо установленным, что вряд ли возможно серьезно в нем усомниться. Взгляд П. Ф. Кеппена 1870) на саранчу как на обитательницу „южнорусских степей", опровергнут всеми исследованиями последних лет (Уваров, 1927; Никольский, 1925; Захаров и др.).

[3] Вероятные ошибки коефициента вариации P. Ec% для „плавневой" саранчи вычислены мной. *Е. З.*

(3,39 и 3,33). Чтобы убедиться в этом, достаточно взглянуть на табл. 4, где приведены крайние размеры колебаний длины надкрылий в абсолютных цифрах.

Таблица 4. lim. lim. длины надкрылий, Северный Кавказ, 19 6 г.

Степь	Плавня	
	Киль прямой	Киль вогнутый
47,4 — 55,8	47,3 — 56,2	48,1 — 55,9
Diff. = 8,4	Diff. = 8,9	Diff. = 7,8

Мы рассмотрели данные промеров саранчи для Северного Кавказа за 1925 и 1926 гг. Нами произведена еще обработка саранчи соб эанной на Северном Кавказе же в 1927 г. (с. Величаевское Левокумского района б. Терского округа, плавни р. Кумы, на камыше[1]). Экологическая обстановка места развития этой саранчи—плавня. Результаты обработки сведены в табл. 5, где одновременно для сравнения даны и аналогичные данные по саранче предшествующего года, взятые из вышеупомянутой работы Гаузе (1927), из того же Терского округа, но из неблагоприятных степных условий.

В табл. 5 со всей наглядностью мы опять-таки устанавливаем увеличение коефициента вариации всех признаков обоих полов у плавневой саранчи по сравнению с саранчой, воспитывавшейся в степях, причем это положение не имеет ни одного исключения. Это приходится тем более подчеркнуть, что условия 1927 г. даже в плавнях Кумы, как это видно из другой работы З харова (1928), были уж не так-то благоприятны для ее развития. Об этом годе Захаров (1928) пишет следующее: „...и весна и лето 1927 г. для всего к ая, особенно для его восточной половины, были сухими, с меньшим против о ычного количеством осадков... В низовьях же р. Кумы с марта устанавливается бездождный засушливый период, приведший степь к середине лета в унылое, безжизненное состояние. В восточной части низовьев во многих местах стали сохнуть даже тростники, и в августе стали настолько сухими, что их можно было выжигать. Отсюда возникает то явление, что саранча, отыскивая корм, должна была сосредоточиться в плавнях...“ или „держаться все время на растительности сырых низин...“ Но несмотря на такие неблагоприятствующие в целом условия развития азиатской саранчи в 1927 г. в кумских плавнях, они все же были лучшими, чем в степях в 1926 г., а это и обусловило наблюдаемое в табл. 5 увеличение коефициентов вариации.

До сих пор мы имели дело с северокавказской саранчой, обратимся теперь за фактами к саранче из среднеазиатских гнездилищ. В работе Н. Г. Олсуфьева (1930) на стр. 136 мы читаем: „В нашем распоряжении имеется весьма загадочная саранча, собранная нами из громадных и весьма плотных стай, пролетавших в 1922 г. в начале июля над г. Перовском. Происхождение их неизвестно, но, судя по нижеприведенным признакам, они закончили развитие где-либо вне плавней. Эта саранча характеризуется мелкими размерами... и соответственно слабым половым диморфизмом по величине [так же характеризует Гаузе (1927) саранчу 1926 г. из Терского округа, тоже, как мы установили, воспитывавшуюся в неплавневых степных усло-

[1] Проме ы саранчи нам любезно предоставил Г. Ф. Гаузе, им измерено самцов (9 и самок 62.

Таблица 5. Изменчивость азиатской саранчи 1926 и 1927 гг., б. Терский округ

Признаки	1926 г.				1927 г.			
	Самцы		Самки		Самцы		Самки	
	lim. mm.	C%	lim. mm.	C%	lim. mm.	C%	lim. mm.	C%
Длина pronotum	8,3—10,5	4,63±0,22	8,3—10,9	4,05±0,19	8,0—10,3	6,0 ±0,39	8,0—10,8	7,85±0,48
Diff. lim.	2,2		2,6		2,3		2,8	
Длина thorax	10,1—12,2	4,02±0,19	10,1—13,4	4,67±0,22	9,7—12,3[1]	6,56±0,38	9,9—13,8	8,08±0,49
Diff. lim.	2,1		3,3		2,6		3,9	
Длина задних бедер	22,6—26,8	3,69±0,17	21,3—27,9	4,50±0,21	21,1—26,7	5,8 ±0,33	20,6—27,9	7,93±0,48
Diff. lim.	4,2		6,6		5,6		7,3	
Длина надкрылий	47,4—55,8	3,88±0,18	—	—	46,5—55,8[2]	4,38±0,25	—	—
Diff. lim	8,4		—		9,3			

1 Имеется один экземпляр с длиной thorax 8,5.
2 Имеется один экземпляр с длиной надкрылий 41,3.

виях. *Е. З.*], сильной седловитостью, короткой, у многих экземпляров широко закругленной по заднему краю, переднеспинкой, с заметно вогнутым у большинства экземпляров килем". А несколько ниже узнаем, что „собранная саранча весьма заметно отличается от других стай, которые... пришлось наблюдать в тот же год и в последующие в плавнях Сыр-Дарьи и Терека. Нормальная плавневая саранча,— замечает Олсуфьев,— характеризуется более крупными размерами". Там же цитируемый автор приводит таблицу промеров этой саранчи „внеплавневого" происхождения и сравнивает ее с саранчой плавневой, собранной на ст. Кара-Кеткен Кзыл-Ординского у. в сентябре 1922 г. и с саранчой из дагестанских плавней, собранной около станицы Александро-Невской Кизлярского района 19.VIII.1927 г. Воспользовавшись этой таблицей, попытаемся проверить наше положение о меньшей изменчивости саранчи в связи с неблагоприятными условиями существования вида; для этого из таблицы Олсуфьева (1930) выпишем лишь крайние варианты его рядов (табл. 6).

Несмотря на крайне малый материал, послуживший к составлению данной таблицы (от 10 до 25), мы ясно усматриваем в ней тенденцию к увеличению разницы между крайними вариантами у плавневых форм по сравнению с неплавневыми. Так, в 9 случаях размах колебаний в величине признаков (Diff. lim.) плавневой саранчи превышает соответствующие колебания у неплавневой, в 4 случаях он равен и в 3 — ниже. Менее определенно ведут себя коефициенты вариации (C%), но и здесь в 10 случаях из 16 у плавневой саранчи они выше, чем у степной. Вывод ясен — и здесь мы имеем увеличение размаха вариации с улучшением условий, т. е. приближением их к оптимуму.

Пока мы сравнивали между собой изменчивость саранчи из различных в отношении степени приближения к оптимуму условий ее развития. Попытаемся теперь взять и сопоставить друг с другом изменчивость саранчи, взятой из одной и той же обстановки, но в различные годы. В нашем распоряжении имеется материал из Западной области (Холмечи Навлинского района, сборы 17—18 августа 1933 г. З. С. Родионова и 7—11 июля 1934 г. Е. Х. Золотарева). Из моей работы о причинах массового появления азиатской саранчи в Западной области в 1933 г. (Золотарев, 1935) известно, что условия развития саранчи от яичка до взрослого окрыленного насекомого в 1933 и 1934 гг. мало чем отличались между собой за исключением различных в эти два года сроков отрождения и следовательно окрыления. Начало окрыления саранчи в 1933 г. было зарегистрировано в первых числах августа, а в 1934 г. месяцем раньше, т. е. в последних числах июня. Соответственно отрождение[1] в первом случае началось примерно в третьей декаде июня, во втором — во второй декаде мая. Само же постэмбриональное развитие саранчи в эти два года протекало в очень сходных условиях: почти при одних и тех же температурах, при сходном количестве осадков и т. д., количество же корма в обоих случаях было вполне достаточным. В общем имеются все основания предполагать, что и изменчивость саранчи, если она вообще в какой-либо мере и как-нибудь зависит от условий существования, в эти два года должна была быть одинаковой. Данные промеров, приведенные в табл. 7, наглядно подтверждают наше предположение. Имеющиеся тут отклонения в 0,5 мм в ту и другую сторону вряд ли могут быть приняты в расчет и лежат безусловно в пределах погрешности самих измерений. Что же касается коефициентов

[1] Даты отрождения здесь даны предположительно в соответствии с указанием С. А. Предтеченского (1930), считающего, что срок наименьшего постэмбрионального развития у азиатской саранчи в аналогичных условиях гнездилищ Рязано-Тамбовской впадины равняется примерно 40 суткам.

Таблица 6

Признаки	„Внеплавневая" саранча 1922 г.				Плавневая саранча, Кара-Кеткен 1922 г.				Плавневая саранча, Дагестан 1927 г.			
	самцы n = 25		самки n = 17		самцы n = 17		самки n = 10		самцы n = 16		самки n = 16	
	lim. mm.	C%	lim. mm.	C%	lim. mm.	C%	lim. mm.	C%	lim. mm.	C%	lim. mm.	C%
Длина pronotum	7,0— 9,5	6,45	7,5— 9,0	4,01	7,5—10,5	6,95	8,5—10,5	3,52	7,5—10,0	6,25	8,5—12,0	8,24
Diff. lim.	2,5		1,5		3,0		2,0		2,5		3,5	
Длина thorax	8,5—10,5	5,15	9,5—11,5	5,51	19,5—12,0	5,73	11,0—12,5	2,67	9,5—12,0	5,01	10,5—14,0	5,66
Diff. lim.	2,0		2,0		2,5		1,5		2,5		3,5	
Длина заднего бедра	18,0—24,0	5,19	20,0—23,0	3,55	20,0—26,0	5,98	22,0—27,0	4,36	21,0—27,0	5,14	21,0—29,0	6,94
Diff. lim.	6,0		3,0		6,0		5,0		6,0		8,0	
Длина надкрылий	42,0—50,0	3,98	46,0—53,0	0,9	45,0—52,0	3,32	49,0—56,0	3,38	46,0—55,0	4,05	50,0—56,0	2,93
Diff. lim.	8,0		7,0		7,0		7,0		9,0		6,0	

вариации (С%), то они в 3 случаях больше у саранчи сбора 1933 г. и в 3 случаях — у саранчи сбора 1934 г.

Таблица 7

Признаки	1933 г.				1934 г.			
	Самцы n = 37		Самки n = 30		Самцы n = 25		Самки n = 23	
	lim. mm.	C%	lim. mm.	C%	lim. mm.	C%	lim. mm.	C%
Длина pronotum . .	6,6—8,6	6,06	7,6—10,1	6,44	6,6—8,6	7,02	8,6—11,1	5,8
Diff. lim.	2,0		2,5		2,0		2,5	
Длина заднего бедра	16,6—21,1	4,72	20,6—24,6	4,19	17,6—21,6	4,78	21,6—25,6	3,53
Diff. lim.	4,5		4,0		4,0		4,0	
Длина надкрылий . .	34,6—42,1	5,12	42,6—50,1	3,49	34,6—41,6	4,19	43,1—51,1	4,25
Diff. lim.	7,5		7,5		7,0		8,0	

Мы рассмотрели и сравнили между собой характер индивидуальной изменчивости азиатской саранчи, воспитанной в различных экологических условиях, неодинаково удаленных от оптимума ее существования. Сопоставляя величины С% для саранчи из стай 1925 г., безусловно более благоприятного для нее, чем 1926 г., с саранчой из стай 1926 г. (табл. 1), мы констатировали бóльшую изменчивость саранчи благоприятного ее развитию 1925 г. Беря и сопоставляя саранчу одного и того же 1926 г. (табл. 3), но из различных экологических условий: мало благоприятных — степных и несколько более благоприятных в этот сухой год — плавневых, мы показали, что больший коефициент вариации и здесь соответствовал саранче, развивавшейся в более близкой к оптимуму обстановке. Далее чтобы убедиться, что такое двукратное совпадение факта большей изменчивости саранчи с более близкими к оптимуму условиями ее развития не является случайным, мы взяли данные, касающиеся саранчи, развивавшейся в различной обстановке и в разные годы (1926 и 1927, табл. 5). Здесь, как и следовало ожидать, также подтвердилась намеченная нами закономерность. Далее чтобы показать, что установленная связь между большей изменчивостью и оптимальностью среды не является свойством только северокавказской саранчи, мы подтвердили ее примером из среднеазиатских условий (табл. 6). Наконец в табл. 7 приводятся результаты промеров саранчи из более или менее однородной экологической обстановки 1933 и 1934 гг. в Западной области, следствием чего явилось очень близкое совпадение размера ее изменчивости.

Все это позволяет нам сделать вывод о том, что с приближением условий существования азиатской саранчи (Locusta migratoria) к оптимуму, ее индивидуальная изменчивость проявляет тенденцию к возрастанию, а не наоборот, как это утверждает И. Ежиков (1933).

Сравнительно небольшое количество фактов, хотя, казалось бы, и достаточно убедительных, вынуждает нас пока говорить лишь

о наличии „тенденции“, воздерживаясь от утверждения тут закономерности, а тем более закона, так как для этого безусловно необходим анализ большего, чем мы располагали, материала.

Констатировав факт увеличения изменчивости саранчи в более оптимальных для ее существования условиях, мы тем самым вывели и обратное, т. е. уменьшение индивидуальной изменчивости с нарушением этого оптимума условий. Этим по существу разрешена наша задача: показать неприложимость выводов И. И. Ежикова (1933) к азиатской саранче. Но мало констатировать факт уменьшения или увеличения изменчивости в зависимости от условий существования, надо еще дать ему то или иное объяснение, чего к сожалению здесь пока мы еще не в состоянии сделать. Будем надеяться, что это удастся нам при дальнейшей работе в этом направлении.

2. ИЗМЕНЧИВОСТЬ САРАНЧИ НА ГРАНИЦЕ АРЕАЛА ЕЕ РАСПРОСТРАНЕНИЯ

Если разбирая первый вопрос об изменчивости саранчи в различных условиях ее существования, мы располагали более или менее достаточным материалом, то разрешение вопроса о характере изменчивости вида на границе ареала распространения азиатской саранчи упирается прежде всего в его недостаток. Поэтому приводимые ниже данные носят сугубо предварительный характер и нуждаются еще в дополнительной проверке.

Из литературы мы можем воспользоваться для нашей цели только данными С. А. Предтеченского (1928).

По Ежикову (1933) получается, что так как размер изменчивости увеличивается по мере нарастания неоптимальных условий среды, то на границе ареала своего распространения вид должен иметь бо́льшую изменчивость, чем в его центре, так как на границе ареала распространения вид в целом находится в большей зависимости от внешних ограничивающих факто́ров.

Из всего рассмотренного нами выше материала можно сделать обратный вывод, т. е. что изменчивость саранчи на границе ареала должна быть меньшей, чем в его центре.

Обратимся же непосредственно к упомянутой работе С. А. Предтеченского (1928).

Работами этого автора установлено, что саранча Средней России, обитающая здесь главным образом на песчаных и супесчаных почвах подзолисто-лесной зоны, является особой формой, отличной от южной саранчи. Поэтому он предлагает называть южную саранчу собственно Locusta migratoria migratoria L., а среднерусскую—Locusta migratoria danica L. Не вдаваясь в детали аргументации такого подразделения, заметим, что наши наблюдения над саранчой в Западной области в 1934 г., также относимой этим автором к форме Locusta migratoria danica, целиком согласуются с его мнением. Анализ характера колебаний в размерах отдельных признаков, как мы увидим ниже, также подтверждает правильность такого подразделения. Дело в том, что если принять, следуя Предтеченскому, некоторую филогенетическую и таксономическую самостоятельность южной (Locusta migratoria migratoria L.) и северной (Locusta migratoria danica L.) рас саранчи, а также учесть, что южная раса в своем распространении приурочена главным образом к пустынной зоне нашего Союза, тогда как северная обитает исключительно на боровых песках подзолисто-лесной зоны, то разделяющая их широкой полосой так называемая черноземно-степная зона явится как раз интересующей нас границей ареала распространения этих двух форм. Как подобает всякой границе ареала распространения вида, условия черноземно-степной зоны мало благоприятствуют обитанию здесь саранчи, отчего происходившие в иные годы массовые выселения сюда этого насекомого никогда не

давали начала постоянному поселению в этих местах саранчи. Саранча, залетевшая с юга (Locusta migratoria migratoria L.) или же с севера (Locusta migratoria danica L.), благодаря сильному действию ограничивающих факторов быстро сводилась к рассеянному одиночному состоянию.

Таблица 8. Длина переднеспинки, lim. mm.

Зоны	Самцы	Самки
Пустынная зона		
Одиночная	9—11	10,5—13
Diff. lim.	2,0	2,5
Стадная	7,5—10,5	8—11,5
Diff. lim.	3,0	3,5
Черноземно-степная зона		
Одиночная	8—10,5	10,5—12,5
Diff. lim.	2,5	2,0
Подзолисто-лесная зона		
Одиночная	6,5—9,5	7,5—11,5
Diff. lim.	3,0	4,0
Стадная	7,0—9,5	7,5—11,0
Diff. lim.	2,5	3,5

Поэтому знакомство с характером изменчивости этой одиночной саранчи из черноземно-степной зоны представляет для нас исключительный интерес.

В табл. 8, 9 и 10 приводятся данные, касающиеся размаха колебаний отдельных признаков азиатской саранчи из вышеупомянутых мест.

Таблица 9. Длина заднего бедра, lim. mm.

Зоны	Самцы	Самки
Пустынная зона		
Одиночная	22—27	27—31
Diff. lim.	5,0	4,0
Стадная	20—27	20—27
Diff. lim.	7,0	7,0
Черноземно-степная зона		
Одиночная	22 24	25—31
Diff. lim.	2,0	6,0
Подзолисто-лесная зона		
Одиночная	17—23	20—27
Diff. lim.	6,0	7,0
Стадная	17—23	20—26
Diff. lim.	6,0	6,0

Данные таблиц, как это нетрудно заметить, хорошо подтверждают наше предположение о меньшей изменчивости вида на границе его ареала. Так, если размах колебаний длины переднеспинки самки в черноземно-степной зоне 2 мм, то в пустынной зоне он равен 2,5 и 3,5 мм и соответственно в подзолисто-лесной 4 и 3,5 мм. Длина бедра самца в черноземно-степной зоне колеблется в очень узких пределах—2 мм, в пустынной зоне 5 и 7 и в подзолисто-лесной в пределах 6 мм. Ту же картину мы наблюдаем и по другим призна-

кам. Имеющиеся случаи несоответствия с подмеченной закономерностью (их 3 из 24) должны быть отнесены к недостаточности промеренного материала.

Таблица 10. Длина надкрылий, lim. mm.

Зоны	Самцы	Самки
Пустынная зона		
Нестадная	43-50	53—60
Diff. lim.	7,0	7,0
Стадная	39—56	49—58
Diff. lim.	17,0	9,0
Черноземно-степная зона		
Нестадная	43—46	49—58
Diff. lim.	3,0	9,0
Подзолисто-лесная зона		
Нестадная	33—44	37—54
Diff. lim.	11,0	17,0
Стадная	35—44	41—54
Diff. lim.	9,0	13,0

Мы подошли по сути дела к вопросу уже экологической диференциации азиатской саранчи на южную и северную расы, имеющие свои совершенно обособленные (и территориально и экологически) ареалы распространения. При этом северная форма (Locusta migratoria danica L.) настолько уже обособилась в условиях подзолисто-лесной зоны, что изменилась не только морфологически (см. Предтеченский, 1928, стр. 176—184), но и экологически, найдя там себе другой (отличный от того, который имеет южная раса) оптимум условий существования, о чем свидетельствует ее большая, не уступающая южной саранче индивидуальная изменчивость.

Изложенное, повторяем, необходимо проверить еще на более широком материале, но тем не менее рассмотренные нами данные полностью подтверждают нашу точку зрения на роль степени оптимальности среды в фенотипической изменчивости организма.

3. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Основной задачей настоящей работы, о чем я упоминал выше, является показать неприложимость выводов И. Ежикова (1933) к разобранным здесь примерам, касающимся азиатской саранчи. Использовав имеющийся в нашей литературе материал, я показал, что ухудшение условий обитания азиатской саранчи ведет по большей части к уменьшению ее индивидуальной изменчивости. Однако уже из разобранных нами примеров видно, что это имеет место совсем не для всех органов и не во всех случаях. В приводимых выше таблицах нередко можно наблюдать и обратное явление, т. е. увеличение изменчивости у форм, развившихся в менее оптимальных условиях. Это вероятно, во-первых, объясняется тем, что рассматриваемый материал всюду был взят из природы, а не из точно контролируемого эксперимента, и, во-вторых, вообще вряд ли будет правильным ставить вопрос о всегда одинаковом изменении в размерах индивидуальной изменчивости абсолютно всех органов и частей животного. Мне кажется, что так ставить вопрос нельзя. Биологическая значимость разных органов животного различна и соответственно этому должны быть различными и изменения в размерах их индивидуальной измен-

чивости. Это конечно отнюдь не снимает вопроса об общей тенденции большинства органов данного животного реагировать при изменившихся условиях существования в каком-нибудь одном направлении. Исходя именно из такого понимания этого вопроса, выше и было установлено наличие тенденции к уменьшению у азиатской саранчи размера индивидуальной изменчивости при ухудшении условий ее существования.

Не менее важным является вопрос о причинах изменения индивидуальной изменчивости. Не углубляясь в обсуждение этого вопроса, замечу, что одной из существенных причин уменьшения индивидуальной изменчивости азиатской саранчи в рассматриваемых выше случаях является наличие естественного отбора в процессе индивидуальной жизни популяции. Особи, наиболее сильно уклоняющиеся по тем или иным признакам от „нормы" в процессе своей индивидуальной жизни, сильнее других подвергаются действию различных ограничивающих факторов и скорее гибнут в борьбе за существование.

Другими словами естественный отбор осуществляется посредством отсечения обоих или какого-нибудь одного из концов вариационного ряда данного признака, следствием чего является сокращение этого ряда и уменьшение разницы между его крайними значениями, т. е. происходит уменьшение индивидуальной изменчивости.

Этот процесс отсечения крайних вариант в мире животных повидимому сильнее обостряется при более неблагоприятных условиях их развития, что и обусловливает уменьшение в этом случае их индивидуальной изменчивости по сравнению с животными, развившимися в более благоприятной и свойственной им обстановке.

Однако, повторяю, это только одна из возможных причин, могущих привести к уменьшению изменчивости азиатской саранчи в неблагоприятных условиях существования. Само же это явление, несомненно очень сложное, складывается через взаимодействие целого ряда факторов, влияющих на размер индивидуальной изменчивости организма. Одни из них увеличивают, другие уменьшают ее. Но обсуждение этого вопроса выходит далеко за пределы задач настоящей статьи.

В заключение необходимо еще указать на крайне затруднительное положение при выборе критерия и метода характеристики размера изменчивости в разбираемом вопросе, так как здесь приходится постоянно прибегать к сравнению между собой показателей изменчивости двух вариационных рядов. Невольно встает вопрос о точности и верности нашего метода, применяемого обычно для этой цели, т. е. о пригодности коефициента вариации. Имея в виду возражения проф. Любищева (1923) по этому вопросу, приходится указать, что для окончательного разрешения поставленной здесь проблемы представляется совершенно необходимым наряду с разрешением целого ряда других моментов окончательно разрешить еще вопрос о возможности пользования коефициентом изменчивости С % как критерием „сравнительной" изменчивости организмов.

За всегда внимательное отношение к моей работе пользуюсь случаем выразить глубокую благодарность моему руководителю акад. Н. М. Кулагину, а также проф. Е. С. Смирнову и В. В. Алпатову за указания и помощь в настоящей работе.

ЛИТЕРАТУРА

1. Гаузе Г. Ф., К изменчивости у азиатской саранчи Locusta migratoria L., Защита растений 4 (6), 1927.—2. Ежиков И., Индивидуальная изменчивость и оптимум, Зоол. журн., т. XII, № 3, 1933.—3. Захаров Л. З., О причинах массового появления перелетной саранчи на территории Северокавказского края в 1926 г., Изв. Сев.-кавк. крайстазра, 1926.—4. Захаров Л. З., Состояние гнездилищ перелетной саранчи в Северокавказском крае и по р. Куме Дагестанской АССР и Калмыцкой

авт. области на 1927/28 г., Изв. Сев-кавк. крайстазра, № 4, 1928.—5. Золотарев Е. Х., Причины массового появления азиатской саранчи в Западной обл. в 1933 г. и ее исчезновение в 1934 г. (рукопись), 1935.—6. Кеппен П. Ф., О саранче и других вредных прямокрылых из семейства Aeridodea, преимущественно по отношению к России, Тр. Русск. энт. о-ва, 5, 1870.—7. Любищев А. А., О критерии изменчивости организмов, Изв. биол. н.-иссл. инст. при Пермском университете, т. I, в. 7—8, 1923.—8. Макаловская В. Н., К биометрической характеристике рас азиатской саранчи Locusta migratoria L., Тр. по защ. раст. сер. энт., т. I, вып. I. 1930.—9. Никольский В. В., Азиатская саранча Locusta migratoria L., Новая деревня, 1925.—10. Олсуфьев Н. Г., К вопросу о периодичности азиатской саранчи, Тр. по защ. раст., сер. энт., т. I, вып. I, 1930.—11. Предтеченский С. А., Саранча Locusta migratoria L. Средней России, Изв. отд. пр. энт., ГИОА, т. II, 2, 1928.—12. Предтеченский С. А., Гнездилища азиатской саранчи (Locusta migrätoria L.) Рязано-Тамбовской впадины, Тр. по защ. раст., сер. энт., т. I, вып. I, 1930.—13. Свириденко П. А., 1-я Северокавказская авиационная экспедиция по борьбе с саранчой, Изв. Сев.-кавк. крайстазра, № 1, 1926.—14. Uvarov B. P., A revision of the genus Locusta L (Pachytylus Tieb.) with a new theory as the periodicity and migrations of Locusts. Bull. Ent. Res., XII, pt. 2, 1921.—15. Уваров Б. П., Саранча и кобылки, Библиотека хлопкового дела, 8, 1927.

DIE EXISTENZBEDINGUNGEN UND DIE INDIVIDUELLE VARIABILITÄT DER WANDERHEUSCHRECKE

E. Zolotarev

Zusammenfassung

Vorliegende Untersuchung von der individuellen Variabilität der Grösse verschiedener Organe der Wanderheuschrecke (Locusta migratoria L.), die sich unter Lebensbedingungen entwickelten, die in verschiedenem Grade vom Optimum abwichen. Aus seinen Beobachtungen zieht der Verfasser den Schluss, dass die individuelle Variabilität der Wanderheuschrecke abnimmt, wenn die Insekten sich unter ungünstigen Verhältnissen entwikkeln, so zeigten z. B. die jenigen Heuschrecken, die aus dem ihnen mehr zusagenden Milleu von feuchten Niederungen stammten, eine grössere Variabilität der Länge des Pronotums, der Vorderflügel usw., als solche, die sich unter weniger günstigen Lebensverhältnissen trockener Steppen entwikkelten. Dem Verfasser widerspricht J. Jeshikov (Zoologitscheskij Journal, Bd. XII, №. 3), der umgekehrt eine Zunahme der individuellen Variabilität der Insekten unter weniger optimalen Lebensverhältnissen annimmt.

Auf Grund eines weniger ausgiebigen Materials wird weiter gezeigt, dass die individuelle Variabilität bei Wanderheuschrecken an der Grenze ihres Verbreitungsgebiets in UdSSR, d. h. in der Schwarzerde—Steppenzone (wo dieses Insekt nur vereinzelt vorkommt und den Wirkungen eines ungünstigen Milieus ausgesetzt ist) geringer ist, als bei Insekten, die aus dem Aral-Kaspischen Gebiete, aus dem Gebiete des Schwarzen Meeres und aus der Podsol-Waldzone stammen, wo sie eine ihnen mehr zusagende Umgebung vorfinden und nicht selten sich ungeheuer vermehren und der Landwirtschaft schwersten Schaden zufügen. Diese Tatsache widerspricht ebenfalls der Meinung Jeshikovs, es sei eine Zunahme der individuellen Variabilität an der Grenze des Verbreitungsgebiets einer Art vorhanden.

Der Verfasser ist geneigt anzunehmen, dass die Steigerung der Wirkung der natürlichen Zuchtwahl eine der Ursachen ist, die die Abnahme der individuellen Variabilität bei der Wanderheuschrecke unter weniger optimalen Verhältnissen bedingen. Infolge der Verstärkung der natürlichen Zuchtwahl erfolgt die Elimination der vom Mittel am stärksten abweichenden Formen gründlicher, was zu einer Verminderung der Variationsbreite einer Population führt.

Der Verfasser hat die Absicht, seine Studien in dieser Richtung fortzusetzen.

ЖАРО- И ХОЛОДОСТОЙКОСТЬ НЕКОТОРЫХ АМБАРНЫХ ВРЕДИТЕЛЕЙ В СВЯЗИ С ТЕМПЕРАТУРНЫМИ УСЛОВИЯМИ ИХ РАЗВИТИЯ

Н. П. Смарагдова

Из лаборатории экологии Института зоологии Московского университета

Температура как метод борьбы с амбарными вредителями является одним из наиболее рекомендуемых и доступных методов. Для рационального использования его необходимо знание температурных границ, за пределами которых невозможна жизнедеятельность отдельных видов вредителей. К сожалению за исключением превосходных работ Робинсона[1] по влиянию низких температур на зерновых долгоносиков в литературе отсутствуют исследования по верхней и нижней температурной границе жизни амбарных вредителей, особенно в связи с физиологическим состоянием индивидов. Настоящая работа является попыткой восполнить указанные пробелы, особенно в отношении амбарных клещей, экология которых изучена совершенно недостаточно. Нами была изучена жизнестойкость разных клещей в зависимости от условий воспитания, а также роль влажности атмосферы в жаростойкости клещей. Для опыта брались самки Caloglyphus rodionovi A. Z. и Aleuroglyphus ovatus Tr. Помимо этого изучалась жаростойкость амбарных долгоносиков Calandra granaria и Calandra oryzae. Культура подопытных животных содержалась в двух температурах +20 и +30° при насыщенной влажностью атмосфере.

Методика проведения опытов с клещами заключалась в следующем: взрослые самки отбирались смоченной препаровальной иглой из определенной культуры, сажались на кусочек смоченной водой фильтровальной бумаги, помещались с бумажкой в углубление специально для этого изготовленного предметного стекла и закрывались сверху покровным стеклом, плотно прилегающим к предметному. Все заряженные таким образом стекла укладывались на дно общей камеры (алюминиевая кастрюля в опытах с жаростойкостью), помещавшейся в водяную баню необходимой нам температуры или в стеклянный стакан (в опытах с холодостойкостью), который опускался в ведро со льдом, где нужная для опыта температура поддерживалась добавлением в лед различных солей ($BaCl_2$, NaCl) по способу, примененному Н. И. Калабуховым в работе по анабиозу пчел[2].

Термометр в обоих случаях опускался непосредственно в помещение, где находились клещи, т. е. в кастрюлю в первом случае и в

[1] Robinson, Low Temperature and Moisture as Factors in the Ecology of the Rice Weevil, Sitophilus oryzae L. and the Granary Weevil, Sitophilus granarius L. Technical Bulletin 41, september 1926.

[2] Kalabuchow. Beiträge zur Kenntnis der Kältestarre bei der Biene (Apis mellifera L.), Zoologische Jahrbücher, Bd. 53, H. 4, 1934.

стакан во втором. Через установленные промежутки времени стекла с клещами постепенно вынимались и оставлялись на сутки в комнатной температуре (около 20°), после чего производился подсчет живых и мертвых животных.

Опыт производился таким образом, что одновременно в нем участвовали: или партии одного вида из разных культур, т. е. воспитанные в 20 и в 30°, или два вида клещей, воспитанных в одной и той же температуре, или один вид из одной какой-нибудь культуры испытывался при насыщенной влагой атмосфере и без влаги, для чего одна часть клещей сажалась описанным выше способом в углубление предметного стекла на кусочек смоченной фильтровальной бумаги, а другая — на кусочек сухой бумаги.

Опыты с долгоносиками проводились несколько иначе. Для них был сконструирован особый прибор. Из стеклянной трубки, внутренний диаметр которой был около 7 мм, были заготовлены небольшие цилиндры, с двух сторон затянутые мелкой проволочной сеткой. Эти цилиндры на тонкой проволоке, прикрепленной к пробке, опускались в широкую пробирку, на дне которой был насыпан влажный песок. Жуки, подвешенные таким образом над сырым песком, во время опыта находились в атмосфере, насыщенной влажностью, так же как это было и в опытах с клещами. Все пробирки, укрепленные в особой рамке, одновременно опускались в водяную баню и через определенные промежутки времени вынимались, после чего не ранее чем через сутки (а затем и через несколько суток) производился подсчет живых и мертвых жуков.

В опытах по изучению жаростойкости жуков участвовали одновременно оба вида, воспитанные в двух упомянутых температурах +20 и +30°, что дало возможность наблюдать сразу и влияние температурного воспитания, и видовое различие в отношении жаростойкости.

Жаростойкость клещей испытывалась при температуре, равной +42°. Эта температура была выбрана после предварительных опытов, потому что при ней клещи погибали с такой скоростью, при которой лучше всего можно было проследить ход отмирания.

В табл. 1 указано число погибших Tyroglyphus farinae L. из 10 испытуемых при различных температурах.

Таблица 1. Смертность Tyroglyphus farinae при различной температуре
Table 1. Mortality of T. farinae at different temperatures

Температура	Время действия в мин. Time of exposure in minutes	Число погибших из 10 Number of dead ones aut of 10 pecimens
+54°	5	10
+50°	5	10
+45°	10	10
+43°	5	7
+42°	5	6
+40°	5	0

Мы начали свою работу с изучения жаростойкости ♀ Caloglyphus rodionovi. Было проведено три опыта, в каждом из которых участвовало по 60 экземпляров самок, воспитанных в 20°, и такое же количество воспитанных в 30°, которые подвергались действию температуры 42° от 5 до 30 минут. Пробы брались через каждые 5 минут. В каждой пробе было по 10 экземпляров клещей. Полученные дан-

ные объединены для вычисления процента гибели и ошибки его по формуле

$$m = \sqrt{\frac{P_o(100 - P_o)}{n}},$$ где P_o—процент погибших

в две большие группы: 1) животных, воспитанных при низкой температуре и подвергавшихся действию летальной температуры в течение 5, 10, 15, 20, 25 и 30 минут, и 2) животных, воспитанных в высокой температуре и подвергавшихся действию летальной температуры такое же число минут.

Оказалось, что в итоге всех этих опытов гибель ♀ Caloglyphus rodionovi, воспитанных в 20°, равна 62,2 ± 3,61% и воспитанных в 30° равна 20,0 ± 2,98% при разнице Diff., равной 42,2 ± 4,68; R = 9,0.

Ход отмирания клещей из теплой и холодной культуры виден на рис. 1 и табл. 2.

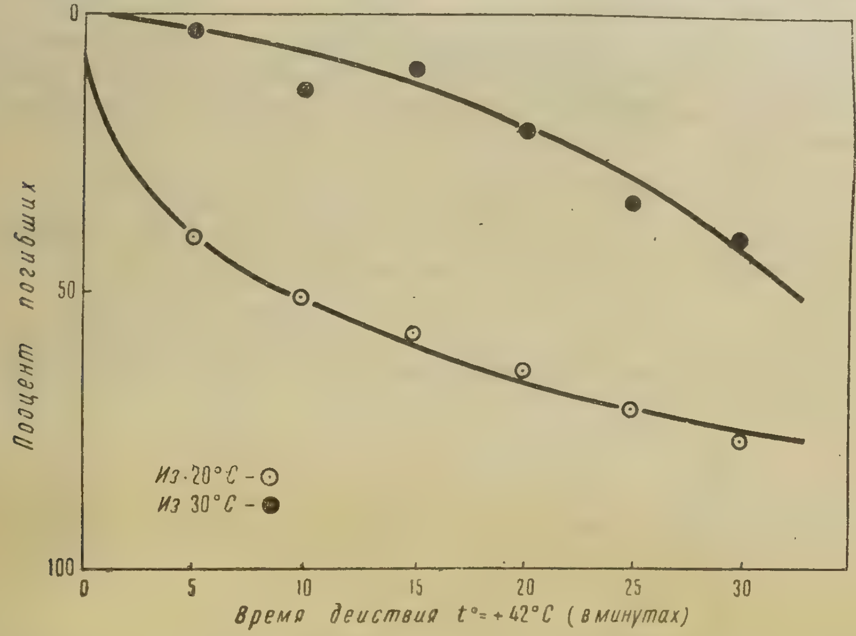


Рис. 1. Отмирание ♀. Caloglyphus rodionovi в t° = 42°, взятых из двух культур теплой (30°) и холодной (20°)

Fig. 1. Mortality at a t° = 42° C. Female mites of C. rodionovi taken from a warm (30° C) and a cold (20° C) culture

Таблица 2. Жаростойкость ♀ Caloglyphus rodionovi sp. n. при 42° в зависимости от температуры их воспитания (средние проценты для 3 серий опытов)

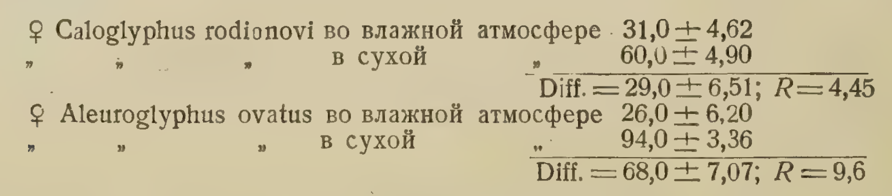
Table 2. Heat hardiness of ♀ of C. rodionovi at a t° = 42° in relation to the temperature of their development

Температура	Время действия в мин. Time of exposure in minutes	Погибло в % Percent of the dead mites	
		Из культуры воспитанной при 20° From a culture kept at 20°	Из культуры воспитанной при 30° From a culture kept at 30°
42°	5	40,0	3,3
42°	10	50,0	13,3
42°	15	56,7	10,0
42°	20	63,4	20,0
42°	25	70,0	33,3
42°	30	76,7	40,0

Все вышеприведенное позволяет сделать вывод, что клещи, воспитанные в 30°, значительно лучше выносят высокую температуру, чем клещи, воспитанные в 20°.

Для изучения влияния влажности воздуха на переживаемость клещей в высокой температуре было проделано два опыта с ♀ Caloglyphus rodionovi и один опыт с ♀ Aleuroglyphus ovatus. Для испытания были взяты клещи, развившиеся при 30°, половина которых была посажена обычным путем по 5 самок на кусочки смоченной фильтровальной бумаги и половина в таком же количестве на кусочки сухой фильтровальной бумаги. И те и другие были помещены, как и в предыдущих опытах, в углубления специально изготовленных предметных стекол, закрыты покрывными и „поджаривались" в +42° от 5 до 25 минут. В опытах с ♀ Caloglyphus rodionovi было испытано 100 экземпляров животных в сухой и такое же количество во влажной атмосфере и в опыте с ♀ Aleuroglyphus ovatus по 50 экземпляров в том и другом случае.

Объединив, как и в предыдущих опытах, все полученные данные для сухой и влажной атмосферы, мы получили в среднем следующий процент гибели клещей в +42° при продолжительности опыта от 5 до 25 минут:



♀ Caloglyphus rodionovi во влажной атмосфере	$31{,}0 \pm 4{,}62$
„ „ „ в сухой „	$60{,}0 \pm 4{,}90$
	Diff. $= 29{,}0 \pm 6{,}51$; $R = 4{,}45$
♀ Aleuroglyphus ovatus во влажной атмосфере	$26{,}0 \pm 6{,}20$
„ „ „ в сухой „	$94{,}0 \pm 3{,}36$
	Diff. $= 68{,}0 \pm 7{,}07$; $R = 9{,}6$

Ход отмирания клещей в этих опытах приведен в табл. 3 и 4 и рис. 2 и 3.

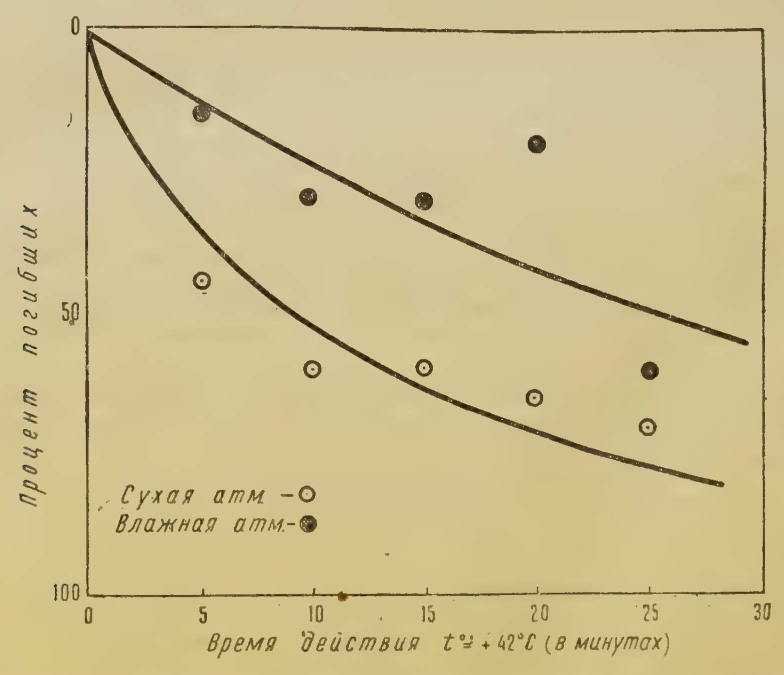


Рис. 2. Отмирание ♀ Caloglyphus rodionovi в сухой и влажной атмосфере при +42° в зависимости от продолжительности пребывающих в этой температуре
Fig. 2. Mortality of ♀ Caloglyphus rodionovi in relation to the humidity of the air

Таким образом сухая атмосфера способствует скорейшей гибели животных от высокой температуры.

При сравнении жаростойкости видов клещей также обнаружена значительная разница между жаростойкостью Caloglyphus rodionovi и Aleuroglyphus ovatus.

Для опытов были взяты самки названных видов клещей, воспитанных при 30°. Было проделано два опыта, в которых испытано по 140 экземпляров каждого вида. Процент гибели их в 42° при продолжительности опыта от 5 до 40 минут для обоих опытов таков:

Aleuroglyphus ovatus 22,9 ± 3,55
Caloglyphus rodionovi 40,0 ± 4,14
Diff. = 17,1 ± 5,45; R = 3,14

Ход отмирания их приведен в табл. 5 и на рис. 4.

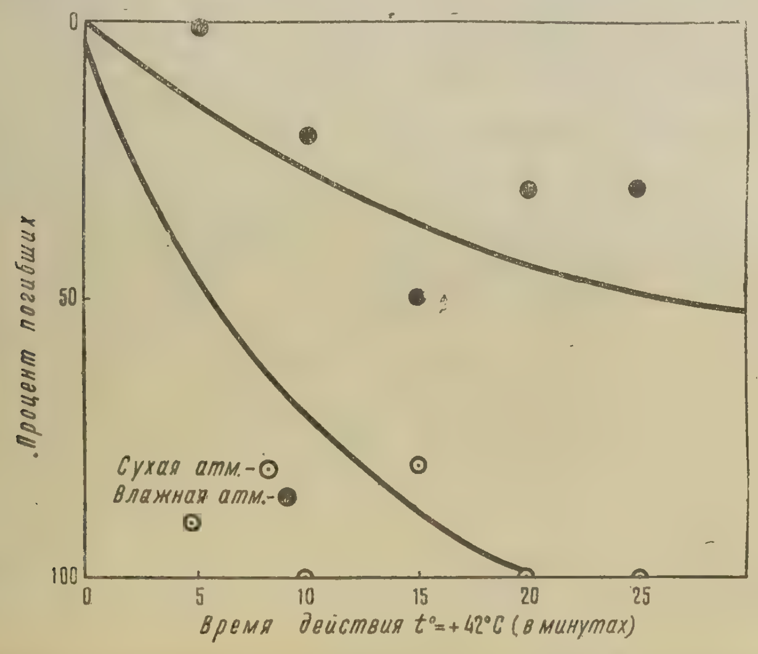


Рис. 3. Отмирание ♀ Aleuroglyphus ovatus в сухой и влажной атмосфере при + 42° в зависимости от продолжительности их пребывания в этой температуре

Fig. 3. Mortality curves of ♀ Aleuroglyphus ovatus at a t° = 42° C in relation to the humidity of the air

Таблица 5. Сравнительная жаростойкость ♀ Aleuroglyphus ovatus и ♀ Caloglyphus rodionovi при +42°

Table 5. Comparative heat resistance of Aleurogliphus ovatus and Caloglyphus rodionoviat a t° = + 42°

Температура	Время действия в мин. Time of exposure	Погибло в % Percent of the dead mites	
		C. rodionovi	A. ovatus
+42°	5	20,0	5,0
+42°	10	15,0	0
+42°	15	20,0	10,0
+42°	20	35,0	15,0
+42°	25	55,0	45,0
+42°	30	50,0	25,0
+42°	40	85,0	60,0

Самки Aleuroglyphus ovatus таким образом оказались достоверно более жизнестойкими в высокой температуре, чем самки Caloglyphus rodionovi.

Холодостойкость клещей изучалась при +2, —8 —9 и —15 —16°, причем продолжительность опытов с низкими температурами исчи-

слялась уже не минутами, а часами (при —8 —9 и —15 —16°) и даже днями (при +2°). Клещи для этих опытов подготовлялись таким же образом, как и для опытов по изучению жаростойкости. Самки Caloglyphus rodionovi и Aleuroglyphus ovatus, воспитанные в 20° и 30°, сажались по 5 экземпляров в углубления предметных стекол на кусочки сырой фильтровальной бумаги, закрывались покровным стеклом, складывались все в общую камеру и помещались в подготовленную для опыта температуру (в комнатный ледник для температуры, равной +2°, и в сосуд со смесью льда с солями для температуры, равной —8 —9 и —15 —16°). Через установленные промежутки времени брались пробы, отогревались в течение 5 часов, после чего производился подсчет живых и мертвых животных.

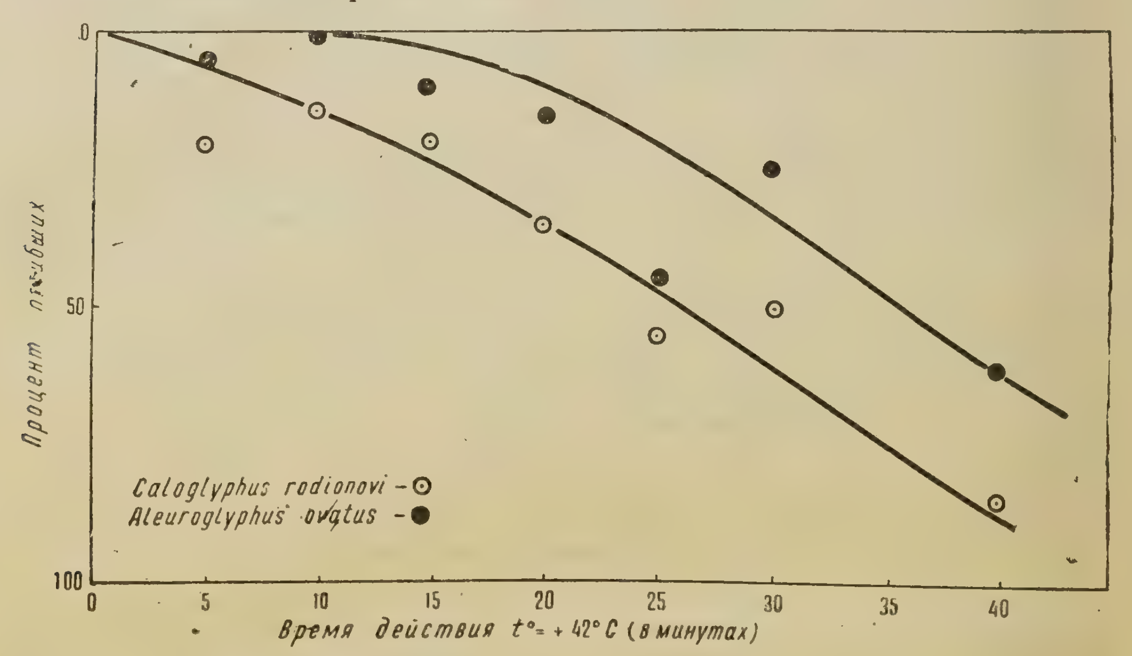


Рис. 4. Отмирание ♀ Aleuroglyphus ovatus и ♀ Caloglyphus rodionovi в зависимости от продолжительности пребывания их в + 42°

Fig. 4. Mortality curves of A. ovatus and C. rodionovi at a t° = 42° C

Опыты с температурой —8 —9 и —15 —16° были проведены на самках Caloglyphus rodionovi, а в опытах с температурой +2° участвовали также и ♀ Aleuroglyphus ovatus.

В температуре —15—16°, где клещи выдерживались разные сроки, начиная с 30 минут до 5 часов, было испытано по 150 экземпляров клещей из каждой культуры.

Процент гибели был таков:

Из культуры, развившейся при	20°	61,3 ± 3,98
„ „ „ „	30°	49,3 ± 4,08
		Diff. = 12,0 ± 5,7; R = 2,1

В опытах при —8 —9° продолжительностью от 1 часа до 5 часов было испытано 50 ♀ Caloglyphus rodionovi из каждой культуры при общем проценте гибели:

Из культуры, находившейся в	20°	26,0 ± 6,20
„ „ „	30°	2,0 ± 1,98
		Diff. = 24,0 ± 6,51; R = 3,69

Наконец в опытах при +2° с ♀ Caloglyphus rodionovi, учет которых продолжался от 5 до 21 дня, и с ♀ Aleuroglyphus ovatus, учет

которых продолжался от 5 до 13 дней, процент гибели был следующий:

♀ C. rodionovi (n = 125), воспитанных в 20°	83,2 ± 3,34	
„ „ 30°	76,8 ± 3,77	
Diff. =	6,4 ± 5,03;	$R = 1,3$
♀ A. ovatus (n = 50), воспитанных в 20°	32,0 ± 6,60	
„ „ 30°	36,0 ± 6,79	
Diff. =	4,0 ± 9,46;	$R = 0,4$

Оказалось таким образом, что очень низкую (—8 —9 и —15 —16°) температуру, так же как и высокую, как было показано выше, лучше переносят клещи, воспитанные в повышенной температуре, чем клещи из холодных культур.

В опытах при + 2° разницы между клещами теплого и холодного присхождения не обнаружено.

Для сравнения видовой жизнестойкости клещей к летальным температурам было проведено два опыта при + 2°, один продолжительностью 5, другой 6 дней. В этих двух опытах испытано по 50 ♀ Aleuroglyphus ovatus и по 50 ♀ Caloglyphus rodionovi из „теплой" (30°) и „холодной" (20°) культуры.

Оказалось, что из культур 20° погибло:

Caloglyphus rodionovi	68,0 ± 6,60
Aleuroglyphus ovatus	32,0 ± 6,60
	Diff. = 36,0 ± 9,33; $R = 3,87$

Из культуры 30° погибло

Caloglyphus rodionovi	50,0 ± 7,07
Aleuroglyphus ovatus	36,0 ± 6,79
	Diff. = 14,0 ± 9,80; $R = 1,53$

И здесь, равно как и в опытах по изучению жаростойкости, более выносливыми оказались ♀ Aleuroglyphus ovatus, причем разница в видовой жизнестойкости в + 2° особенно ярко выявилась у клещей, воспитанных в 20°. У клещей же, воспитанных в 30°, эта разница сглаживается и хотя и подтверждает вышеприведенное заключение, но сама по себе считаться достоверной не может.

Опыты по изучению жаростойкости амбарных долгоносиков мы проводили при + 45°. Эта температура, так же как и в опытах с клещами, была выбрана не случайно, а после двух предварительных опытов, проведенных при разных температурах.

В первом опыте при + 58° у нас в течение 5 минут погибли все взятые для опыта 200 экземпляров долгоносиков (по 50 каждого вида из двух культур). Во втором опыте при + 52° из такого же количества жуков в течение 5 минут выжил только 1 экземпляр C. granaria, воспитанный в 20°, и 1 экземпляр C. oryzae, воспитанный в 30°. Остальные все погибли. Только при 45° опыты проходили так, что мы могли следить за постепенным отмиранием животных.

Прежде чем перейти к изложению полученных результатов, мы должны остановиться на одном чрезвычайно интересном явлении. Еще задолго до наших основных опытов был проделан один опыт помещения 20 экземпляров C. granaria в температуру + 45° на 30 минут. При подсчете через сутки все были отмечены как погибшие. Спустя 3 дня мы заметили, что 7 экземпляров из числа жуков, принятых за погибших, начали слегка двигаться, а еще некоторое время спустя они уже вели себя как вполне здоровые жуки. Это обстоятельство заставило нас в приводимых опытах не ограничиваться одним подсчетом через сутки после опыта, а подсчитывать количество живых жуков еще несколько

раз через каждые 1—2 дня. Оказалось для C. granaria, что числа, полученные по первому (через 1 сутки) подсчету и последнему (через 6—7 суток), когда количество живых жуков уже не менялось, чрезвычайно сильно отличаются друг от друга. Для C. oryzae же числа по первому и последнему подсчету почти совпадают.

Так, в опытах с C. granaria процент погибших зарегистрирован (для жуков, развившихся при 20°)

по первому подсчету	58,4 ± 3,12
„ последнему „	26,8 ± 2,80
	Diff. = 31,6

Для жуков из культуры, развившейся при 30°

по первому подсчету	50,0 ± 3,16
„ последнему „	24,8 ± 2,80
	Diff. = 25,2

В опытах с C. oryzae был зарегистрирован следующий процент мертвых:

Из культуры, развившейся при 20°

по первому подсчету	48,4 ± 3,16
„ последнему „	46,8 ± 3,15
	Diff. = 1,6

Из культуры, развившейся при 30°

по первому подсчету	38,8 ± 3,08
„ последнему „	35,2 ± 3,02
	Diff. = 3,6

C. oryzae таким образом погибали сразу от действия высокой температуры, тогда как C. granaria, по виду казавшиеся мертвыми, на самом деле не все были таковыми. Часть из них находилась в состоянии „теплового" окоченения типа последействия, из которого они не сразу выходили, и чем длительнее они подвергались действию высокой температуры, тем медленнее происходило это оживание, причем жуки из „теплой" (30°) культуры оживали несколько скорее, чем из „холодной" (20°).

Рис. 5. Среднее время оживания жуков Calandra granaria из теплой (30°) и холодной (20°) культур в зависимости от продолжительности пребывания их в +45°

Fig. 5. Average time of recovery in days from a heat Shock of C. granaria from two cultures in relation to the time of the exposure (in minutes) to a heat of a t° = + 45°

Так, после опытов, проведенных в + 45°, постепенное оживание жуков после опыта заканчивалось в среднем в следующие сроки (табл. 6 и рис. 5).

Такое продолжительное пребывание в оцепенении после опыта C. granaria в сильной степени может повлиять на выводы относительно их жаростойкости. При сравнении видовой жаростойкости например по предварительным данным на основании только одного подсчета через сутки получается, что C. oryzae лучше выносит высокую температуру, чем C. granaria, тогда как на самом деле последние оказываются значительно более выносливыми, чем первые. В дальнейшем поэтому при оценке выживаемости производятся те цифры, которые получены на основании подсчета через 6—7 дней после опыта.

Таблица 6. Среднее время, необходимое для оживания жуков Calandra granaria из двух культур после теплового окоченения, полученного под влиянием воздействия температуры в 45°, которому подвергались жуки в течение различного времени

Table 6. Average time in days of recovery of Calandra granaria from a heat shock produced by an exposure during 5—25 minutes to a temperature of 45° C. The beetles were taken from a warm and a cold culture

Время пребывания в температуре, равной 45° (в мин.) Time of exposure at t° = 45°	Среднее время оживания в днях Average time of the recovery in days	
	для жуков из культуры при 20° Beetles from a cold culture	для жуков из культуры при 30° Beetles from a warm culture
5	4,25	2,25
10	4,75	3,00
15	6,25	4,00
20	6,25	5,00
25	6,25	7,00
В среднем	5,55	4,25

Было поставлено 5 опытов по изучению влияния температурного воспитания на жаростойкость амбарных долгоносиков при +45°, причем в каждом опыте испытывались одновременно оба вида жуков (C. granaria и C. oryzae) из двух имеющихся у нас культур (в 20 и 30°) по 50 экземпляров в каждой группе. Всего следовательно в опытах участвовало 1 000 экземпляров жуков по 250 экземпляров каждого вида из обеих культур. В итоге во всех опытах для всех сроков от 5 до 25 минут по окончательному подсчету процент погибших C. granaria был таков:

из культуры, развившейся в 20° $26{,}8 \pm 2{,}80$
" " " " 30° $24{,}8 \pm 2{,}80$

$2{,}0 \pm 3{,}96$; $R = 0{,}51$

Для C. granaria таким образом разница в температурном воспитании повидимому заметного влияния на жаростойкость организма не оказывает. У C. oryzae влияние температурного воспитания на жаростойкость сказывается значительно сильнее.

Так, из 250 экземпляров жуков этого вида в тех же опытах общий процент погибших равен:

из культуры, развившейся при 20° $46{,}8 \pm 3{,}15$
" " " " 30° $35{,}2 \pm 3{,}02$

Diff. $= 11{,}6 \pm 4{,}36$; $R = 2{,}66$

Опыты с C. oryzae таким образом подтверждают то, что было показано для клещей, т. е. что животные, воспитанные в 30°, оказываются более жаростойкими, чем животные, выращенные в 20°. C. granaria занимает совсем особое место и в отношении того, что температура воспитания не оказывает заметного влияния на их жаростойкость, и того, что они очень медленно оживают после температурного окоченения.

При сравнении жаростойкости двух названных видов жуков следует считать, что C. granaria более выносливы к температуре, чем C. oryzae, хотя по первому подсчету и зарегистрировано обратное. Это видно из нижеследующего.

На основании окончательного подсчета всех опытов процент гибели C. granaria и C. oryzae из холодных культур равен:

$$\begin{array}{ll} \text{для C. granaria} & 26{,}8 \pm 2{,}80 \\ \text{„ C. oryzae} & 46{,}8 \pm 3{,}15 \\ \hline & \text{Diff.} = 20{,}0 \pm 4{,}21;\ R = 4{,}75 \end{array}$$

а из теплых культур:

$$\begin{array}{ll} \text{для C. granaria} & 24{,}8 \pm 2{,}80 \\ \text{„ C. oryzea} & 35{,}2 \pm 3{,}02 \\ \hline & \text{Diff.} = 10{,}4 \pm 4{,}12;\ R = 2{,}5 \end{array}$$

C. granaria таким образом в обоих случаях оказались более выносливыми в высокой температуре, чем C. oryzae. Ход отмирания жуков в наших опытах можно видеть на рис. 6 и табл. 7.

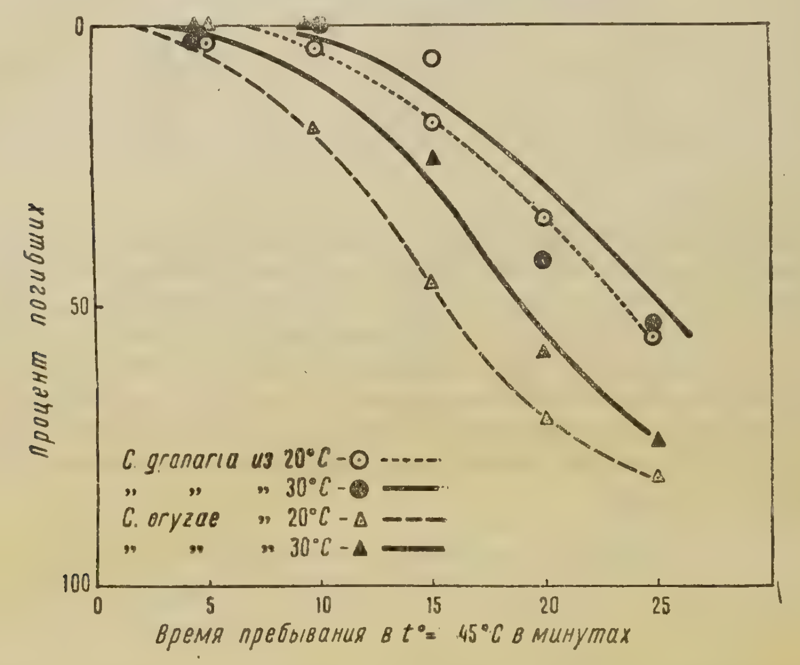


Рис. 6. Отмирание амбарных долгоносиков в зависимости от продолжительности пребывания в t° = + 45°

Fig. 6. Mortality curves of C. granaria and C. oryzae taken from warm and cold cultures and exposed to a heat of + 45° C

Таблица 7. Отмирание амбарных долгоносиков разного температурного воспитания в связи с продолжительностью пребывания их в температуре, равной + 45°

Table 7. Comparative heat hardiness to a temperature of + 45° C of C. granaria and C. oryzae taken from different conditions of the development

Продолжительность пребывания жуков в +45° (в мин.) Time exposure	Погибло в % Percent of the dead beetles			
	культуры, развившиеся в 20° Culture from a t° = 20°		культуры, развившиеся в 30° Culture from a t° = 30°	
	C. granaria	C. oryzae	C. granaria	C. oryzae
5	3	0	3	0
10	4	18	0	0
15	18	46	6	24
20	34	70	42	58
25	56	80	54	74

ВЫВОДЫ

1. Клещи, воспитанные в 30°, оказались более жизнестойкими как в зоне высоких, так и низких температур, чем клещи, воспитанные в низкой (20°) температуре.

2. При действии высокой температуры чрезвычайно большое влияние на жаростойкость организма оказывает влажность атмосферы. В сухой атмосфере клещи гибнут очень быстро, тогда как во влажной ту же тёмпературу они выносят значительно лучше.

3. Из двух испытанных нами видов клещей Caloglyphus rodionovi и Aleuroglyphus ovatus, последний оказался более стойким как в высокой, так и низкой температуре.

4. C. oryzae, воспитанные в 30°, способны лучше выносить высокую температуру, чем воспитанные в 20°. У C. granaria влияния температуры воспитания на жаростойкость организма не обнаружено в противоположность C. oryzae.

5. При сравнении жаростойкости двух видов C. granaria оказались более выносливыми, чем C. oryzae, причем у C. granaria обнаружено чрезвычайно интересное свойство, которое заключается в том, что после жарового окоченения в течение ряда дней происходит возвращение к жизни. Время этого оживления зависит как от условий, в которых выросли опытные животные (жуки, воспитанные в 30°, оживали быстрее, чем жуки, воспитанные при 20°), так и от срока пребывания в высокой температуре (чем длительнее животные находились в высокой температуре, тем медленнее происходило оживание их после опыта).

6. Все явления, о которых была речь выше, несомненно могут быть поняты тогда, когда будет произведен физиологический и колоидно-химический анализ отличий между различными видами изучаемых животных и влияния на эти отличия условий воспитания.

HEAT AND COLD RESISTANCE OF THE GRAIN WEEVILS AND THE GRAIN MITES IN RELATION TO THE TEMPERATURE OF THEIR DEVELOPMENT

by N. P. Smaragdowa

Laboratory of Ecology, Institute of Zoology of the University of Moscow

Summary

The present paper gives an account of the attempt to investigate the heat and cold resistance of two species of mites (Caloglyphus rodionovi A. Z. and Aleuroglyphus ovatus Tr.), and of two species of Grain Weevils (Calandra granaria and C. oryzae), taken from cultures developed at different temperatures (20 and 30° C) with a 100 per cent humidity.

In most of our experiments the animals were kept during the exposure to extreme temperatures in a 100 per cent humidity also. The heat resistance was tested by putting the vials with weevils and mites in a water bath at a temperature of +42° C in the case of the mites, and of +45° C C in that of the beetles, for a period of time between 5 to 30 minutes. Three different temperatures (+2°; —8-9° and —15-16° C) were taken for our cold resistance experiments.

All our conclusions are founded on the data which have been worked out by statistical methods which consisted in calculating the percentage and the mean errors of the animals belonging to a given group which have died off after being exposed to a given temperature for a certain period of time from 5 minutes and more.

Our conclusions are the following:

1. Mites bred at a high temperature (30° C) are more resistant to heat as well as to cold (a very low temperature), than those taken from a culture bred at a low temperature (20° C).

2. Humidity has a great influence on heat resistance. Dry air reduces the heat resistance.

3. Aleuroglyphus ovatus is more resistant to low and to high temperatures in comparison with Caloglyphus rodionovi.

4. C. oryzae developed at a high temperature present a greater resistance than the animals developed at a low temperature. This rule could not be perceived in the case of C. granaria.

5. It has been found that C. granaria is much more resistant to heat than C. oryzae. The first species presents a very interesting peculiarity. After being exposed to a high temperature the animals become absolutely motionless. In the course of several days these animals revive, the time for this return to active life depending on one hand upon the time of exposure to the high temperature — the longer the exposure, the more days are required to revive the insects, and on the other—upon the physiological history of the specimens. Beetles bred at a high temperature revive sooner than those developed at a low temperature.

6. All these phenomena might probably find an explanation on the grounds of a physiological and colloido-chemical analysis of the differences existing between the species and of the influence of external conditions upon these differences.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XIV 1935 г. ВЫП. 4

МАТЕРИАЛЫ ПО ГЕОГРАФИЧЕСКОМУ РАСПРОСТРАНЕНИЮ ВОДНЫХ ЖИВОТНЫХ СССР [1]

К ВОПРОСУ О ПРОИСХОЖДЕНИИ МОРСКИХ РАКООБРАЗНЫХ В РЕКАХ ПОНТО-КАСПИЙСКОГО БАССЕЙНА

Я. А. Бирштейн

Из лаборатории кафедры зоологии беспозвоночных и отделения беспозвоночных Зоологического музея Московского университета

1. ВВЕДЕНИЕ

Проникновение морских организмов в пресные воды есть одна из интереснейших зоогеографических проблем. Ставя ее, мы вплотную подходим к большому общему вопросу о происхождении всей пресноводной фауны от морской. Немудрено поэтому, что морские организмы, встречающиеся в пресных водах, издавна привлекали к себе внимание исследователей и послужили материалом для ряда классических работ. В частности по морским ракообразным, найденным в реках Понто-Каспийского бассейна, существует обширная литература, но вопрос о способе их проникновения в реки, ставившийся неоднократно, до сих пор не может считаться решенным.

Мне пришлось непосредственно столкнуться с этим вопросом при обработке фаунистического материала, собранного мной летом 1930 г. на озерах, расположенных в низовьях Терека. Их история представляет известный интерес.

По данным Кузнецова (41) до 1914 г. Терек выше Кизляра распадался на 5 в большинстве копаных рукавов, уровень воды которых был выше уровня окружающих полей. Аграханский залив, куда впадала часть рукавов Терека, к концу прошлого столетия был значительно осолонен. В 1914 г. из-за прорыва плотины у ст. Каргалинской вода хлынула на нижележащие поля, затопила их и таким образом на сухом раньше месте появилась целая система озер и плавней, имеющих сток в Аграханский залив и пропускающих через себя в настоящее время 75,3% воды Терека (31). С тех пор Аграханский залив стал быстро опресняться и сейчас его опреснение полное.

Озера Нижнего Терека представляют собой обширные, но неглубокие водоемы, богатые макрофитной растительностью с заиленным дном и большей частью незаметным течением. Берега сплошь заросли

---

1 Предыдущими номерами настоящей серии являются: 1. Л. Зенкевич, Некоторые моменты зоогеографии сев. пол. бассейна в связи с вопросом о его палеогеографическом прошлом, Зоологический журнал, т. XII, 1933. 2. Я. Бирштейн и Л. Виноградов, Пресноводные Decapoda СССР и их географическое распространение, Ibidem, т. XIII, 1934. 3. L. Zenkewitsch, Ueber das Vorkommen der Brackwasser-polychaete Manayunkia (M. polaris n. sp.) an der Murmanküste. Zoolog. Anzeiger, Bd. 109, H. 7—8, 1935.

Phragmithes communis (до 4 м высоты), кусты которого постоянно попадаются и в середине озер.

В собранном мной в этих водоемах материале оказались следующие виды Malacostraca:

1. Dikerogammarus haemobaphes (Eichwald).
2. Pontogammarus robustoides (Grimm).
3. Mesomysis kowalewskyi Czerniawskyi.
4. Limnomysis benedeni Czerniawsky.
5. Asellus aquaticus Linné sensu Racovitza.

Первые четыре вида являются морскими. Их нахождение в исследованных озерах можно объяснить наиболее естественно и просто активным проникновением из моря. Действительно в Аграханском заливе я нашел недалеко от протока озер P. robustoides, M. kowalewckyi и L. benedeni, морфологически идентичных озерным. Что же касается фауны Терека выше места его прорыва, то к сожалению исследовать ее я не имел возможности. Однако характер реки в этом месте позволяет думать, что нахождение там указанных трех видов мало вероятно: Терек в участке ниже г. Кизляра и до озер представляет собой узкую мелкую речку, довольно быстро текущую по жесткому грунту и не образующую никаких затонов, заводей и пр. Как известно из работ Мартынова (43, 45), P. robustoides, M. kowalewskyi и L. benedeni приурочены к местам с медленным течением, илистым грунтом и богатой растительностью, и поэтому Терек в районе Кизляра (и тем более выше) является совершенно неподходящим для них биотопом. Нахождение их вблизи озер в морском заливе, не отличающемся заметно по своим физико-химическим свойствам от озер, заставляет предполагать их активное вселение из моря в пресную воду. Другое возможное предположение — проникновение морских ракообразных из верхнего течения Терека, где они могли сохраниться как морские реликты, — в данном случае очень мало вероятно.

Суда из Аграханского залива в Нижне-терские озера не поднимаются (с чем между прочим можно связать отсутствие в озерах Dreissena polymorpha), так что возможность пассивной иммиграции исключается.

Если в данном случае вопрос о происхождении морских организмов легко решается в смысле их активной иммиграции, то для целого ряда водоемов Понто-Каспийского бассейна он оказывается более сложным и запутанным. Просмотрев соответствующую литературу, я убедился, что простое сопоставление уже добытых фаунистических и геологических данных, не разрешая может быть этот вопрос окончательно, приводит все же к интересным и определенным выводам.

2. ФАУНИСТИЧЕСКИЕ ДАННЫЕ

Уже Палласу (48) было известно нахождение в Волге организма морского происхождения — Dreissena polymorpha. Этот моллюск вслед за Палласом отмечается также для Волги рядом старых авторов (Eichwald, Baer, Rouillet et Fahrenkohl и др.). Первые указания морских ракообразных для Волги принадлежат Зыкову (36) и Скорикову (51) и относятся к найденной у Саратова Metamysis strauchi, неправильно определенной как Mesomysis ulskyi. Та же мизида описывается затем для верхней Волги Третьяковым (53) под именем Mesomysis volgensis. Морские амфиподы Dikerogammarus haemobaphes, Pontogammarus abbreviatus и Corophium curvispinum фигурируют в „Списке организмов, найденных Волжской биологической станцией в районе ее деятельности“ еще в 1902 г. Затем главным образом в результате

работ Державина (23, 24) и Бенинга (10, 11, 12) этот список был значительно пополнен и теперь для Волги насчитывается морских Malacostraca-Isopoda — 1, Amphipoda — 26, Cumacea — 10, Mysidacea — 6 и Decapoda — 1 (10).

Менее подробными данными мы располагаем по другим рекам. 12 видов морских Malacostraca найдено в дельте Урала, 6 из них поднимаются до Гурьева (27), 2 встречаются в среднем течении (13). Для низовьев Куры известно 5 видов, часть которых найдена в 9 мелких реках Южного Каспия (25). Низовья Дона населены 26 видами (45), выше в среднем течении найдено 7 видов (20). В низовьях Днепра констатировано 9 видов (46), у Киева—2 (9,56), в Днестре — 8 (54,8). Для среднего течения Дуная указано 4 (32), для Вислы—2 (59).

Для объяснения происхождения морских ракообразных в пресных водах Понто-Каспийского бассейна было предложено две гипотезы. Скориков (51), Зыков (36), Сарс (49, 50) и Берг (15) рассматривали морских перакарид, обнаруженных в пресной воде как активных иммигрантов из моря в реки. Наиболее четко высказал эту точку зрения в 1922 г. Беклемишев (6). Речных Paracarida он считает эвригалинными, разноводными в смысле Кесслера животными, активно иммигрировавшими из моря в порядке совершенно естественного стремления к расширению ареала распространения.

В 1912 г. Державин выступил с другой гипотезой (23). Поскольку все известные в то время местонахождения морских ракообразных не выходили из области, занятой в акчагыле трансгрессией Каспия, этот автор считает Paracarida акчагыльскими реликтами, оставшимися на своем коренном местообитании после отступания моря. Впоследствии, когда Peracarida были найдены и вне области акчагыльской трансгрессии, Державин признал за ними способность мигрировать против течения, но только из области трансгрессии, где по его мнению и происходило преобразование морского животного в пресноводное [псевдореликты по терминологии Экмана (24)]. Помимо реликтов в реках по Державину живут также пассивные иммигранты, приносимые на судах. В последней статье, посвященной этому вопросу, Державин, полемизируя с Беклемишевым, отстаивает свои прежние взгляды (26).

К той же точке зрения присоединилось большинство авторов последнего времени, в том числе и Зернов (35)[1]. Бенинг (11, 12) в работе, трактующей изменчивость морских ракообразных в Волге, констатировал усиление некоторых морфологических и биологических отличий речных форм от основных морских пропорционально расстоянию от моря, что он рассматривает как доказательство реликтового происхождения Peracarida Волги. Следует заметить, что этот факт сам по себе еще ничего не доказывает, так как может быть объяснен и с точки зрения теории иммиграции. Действительно, степень отличия пресноводной формы от породившей ее морской пропорциональна времени ее проживания в пресной воде (Экман), а чем выше по течению она зашла, тем естественно дольше пробыла в пресной воде.

Мартынов в первой своей работе, посвященной морским ракообразным Дона, рассматривал их как реликты послеледниковой трансгрессии, приблизительно совпадавшей с моментом прорыва Дарданелл (43), впоследствии как реликты понтического времени (45). Что касается морских ракообразных Днепра, то, не разбирая вопроса об их происхождении, Мартынов просто называет их реликтами (46).

---

[1] См. также Ильин Б. С., Некоторые данные по распространению ракообразных (Cirripedia, Peracarida, Dekapoda) и бычков (Gobiidae) кубанских лиманов. Тр. Аз.-Чер. научной рыбохоз. станции, вып. 7, 1930.

Белинг (7) занимает несколько неопределенную позицию: отмечая более низкое стояние уровня моря в четвертичное время до прорыва Дарданелл и связанное с этим усиление течения Днепра и размыв и углубление ложбины, этот автор пришел к такому выводу:... „вряд ли в то время фауна понтического бассейна удерживалась в удлиняющей свое течение и углубляющей свое русло реке. Скорее всего она заменялась чисто речной фауной (только как исключение могли сохраниться в реке единичные легко приспособляющиеся к речному режиму формы, например некоторые виды рыб, ракообразных)“ (стр. 37). Несогласованность фразы, стоящей в скобках, с предыдущими бросается в глаза.

В более поздней работе Белинга, посвященной фауне порожистой части Днепра (8), также не дается ответа на интересующий нас вопрос: „З одного боку можно гадати, що ці види (ракообразные морского происхождения *Я. Б.*) лишилися тут з часів Сарматського бассейну. З другого боку, можливо, що вони з'явилися тут пізніше за часів Понтичного бассейну, що своіми межами мало не сягав до порожистоі частіни (до району м. Запорожия). Коли так, то види ці мали з морского узбережья пройти до низів тодішніх річок і посісты територию нынішніх порогів“. Правда, несколькими строками выше автор замечает: „Якже ж мізиди не трапляются вище від порогів, а тем часом береги Сарматського моря туди доходили, то мабудь мізиди Бозьки та Дніпрянські не е реликты Сарматського бассейну“. Продолжая эту мысль, приходится сказать, что в таком случае и амфиподы не являются сарматскими реликтами, так как вряд ли они иного происхождения или древнее мизид. Остается сделать вывод об их активном проникновении из понтического моря, но прямо об этом Белинг не говорит.

Дудих (Dudich), изучивший понто-каспийских ракообразных Дуная вблизи Будапешта, отказывается разрешить вопрос о том, являются ли они вселенцами или реликтами. Он замечает, что если считать их реликтами, то только реликтами нижнесарматского моря, так как уже со времен среднего Сармата Венгрия морем не покрывалась (32).

Фадеев (55), отмечая ряд понто-каспийских морских видов в фауне Донца, достаточно определенно высказывается за их активную иммиграцию из моря. Он указывает на неравномерное распространение этих видов по Донцу, аналогичное подмеченному Бенингом для Волги. Последний автор полагает, что такое распространение указывает на отдельные периоды трансгрессий; Фадеев, ссылаясь на мнение Криштофовича и Соболева, указывает на несовпадение распространения морских животных по Донцу с третичными трансгрессиями, последняя из которых достигала только устья Донца. В этой связи интересно нахождение Diamysis mecznikowi prn. pengoi по всему Донцу. Это форма средиземноморского происхождения, очень близкая к D. bahirensis G. O. S. (44). В Черное и Азовское моря она могла попасть только после прорыва Дарданелл и ее проникновение в Донец таким образом не может быть никак связано с третичными трансгрессиями.

Что касается представителей мало подвижной морской фауны, то, как показывают сводки Жадина (33) и Анненковой (3), морские моллюски и полихеты вверх по рекам почти не поднимаются: Hypania invalida (Grube) отмечена для дельты Волги и нижнего течения Днепра, Hypaniola kowalewskyi (Grimm) для низовьев Днестра и реки Турунчук. Micromelania lincta и Monodacna colorata известны в нижнем течении Днепра. Правда, несколько видов Theodoxus и Melanopsis населяют значительную часть Дуная, Днестра, Днепра и Буга, но в реках Каспийского бассейна они не обнаружены. Dreissena polymor-

pha по мнению большинства авторов расселяется пассивно, прикрепляясь к судам и т. д. [1]).

Резюмируя сказанное, можно сделать следующие выводы:

1. Способность к активному продвижению понто-каспийских перакарид против течения признается всеми авторами без исключения.

2. В верхнем течении рек находятся наиболее подвижные формы. Мало подвижные животные морского происхождения приурочены к устьям рек. Больше того, зашедшие наиболее далеко виды обладают наибольшей способностью к активному движению. Dikerogammarus haemobaphes, D. villosus и Chaetogammarus tenellus по Мартынову являются обитателями текучей воды и очевидно способны преодолевать силу течения. Именно они оказываются наиболее распространенными по рекам представителями понто-каспийских амфипод. Виды рода Pontogammarus в большинстве—обитатели тихих заиленных водоемов, встречаются недалеко от устьев. Jaera nordmanni — относительно менее подвижная форма — также не идет так далеко, как Dikerogammarus и Chaetogammarus.

Если бы понто-каспийские формы действительно сумели сохраниться в реке от отступающего моря, то противостоять усиливающемуся течению могли бы прежде всего сидячие морские формы (Mollusca и Polychaeta например), которых фактически в реках не наблюдается.

3 Если стоять на точке зрения сторонников реликтовой природы морских ракообразных в реках Понто-Каспия, то приходится признать, что одни и те же виды амфипод являются реликтами разных геологических эпох: для Дуная они реликты сарматского времени, для Дона — понтического, для Волги — акчагыльского. Ясно, что такое положение может иметь место только в том случае, если на протяжении от сарматского времени до наших дней: 1) или не происходило никаких морфологических изменений интересующих нас животных, 2) или эти изменения протекали в разнородных условиях совершенно одинаково, параллельно. И то и другое разумеется в равной степени чрезвычайно мало вероятно. Что касается первого предположения, то имеющиеся палеонтологические данные ему решительно противоречат. Ископаемые гаммариды из верхне сарматских отложений Понто-Каспия описаны Державиным (29). Все они представлены новыми родами, родственными современным, но резко отличными от них. Державин пишет, „что автохтонные каспийские гаммариды претерпели значительную эволюцию со времен верхнего сармата“. Из литературы известно, что уже в акчагыле не существовало также ни одного современного вида моллюсков и рыб. В сарматском море не было общих видов ни с акчагыльским, ни с понтическим, каждое из которых характеризуется своей специфической фауной (это известно для моллюсков и рыб).

Если фауны морей различного времени были неодинаковы, то их реликты не могут быть представлены одними и теми же видами.

3. ГЕОЛОГИЧЕСКИЕ ДАННЫЕ

Сторонники гипотезы реликтового происхождения морских ракообразных в реках понто-каспийского бассейна ограничиваются обыкновенно анализом условий только третичного времени. Они констатируют момент самой поздней трансгрессии моря, покрывавшей современное местонахождение морских перакарид или приближавшейся к нему, и считают исследуемых животных реликтами времени этой

---

[1] Жадин полагает, что Dreissena проникла в Германию еще в третичное время, но вопрос этот нельзя считать окончательно выясненным.

трансгрессии (23, 24, 27, 45, 46). Послетретичная история района исследования этими авторами как правило не затрагивается.

Между тем в формировании современной пресноводной фауны Палеарктики решающую роль сыграло не третичное, а четвертичное время. Оно особенно важно также и потому, что по последним данным акчагыльская трансгрессия, реликтами которой Державин и Бенинг считают Peracarida Волги, относится к послеледниковому времени.

Акчагыльские отложения были впервые установлены и исследованы Андрусовым, считавшим их первоначально горизонтом, смежным с сарматскими слоями (миоцен), так как фауна акчагыла на первый взгляд кажется близко родственной сарматской (1). Впоследствии Андрусов перенес акчагыл в верхний отдел плиоцена, а вслед за сарматскими слоями поместил понтические (2).

В начале понтического времени каспийский и азовско-черноморский бассейны соединялись друг с другом узким проливом в области современного Маныча. Северная граница понтического моря в момент наибольшего его простирания проходила через современный город Запорожье. Вследствие общего поднятия суши понтическое море довольно быстро сокращалось и к концу понтического времени Черное и Азовское моря отделились от Каспия. В то же время образовались современные долины низовьев Днепра и Дона. Последний процесс Белинг (7) представляет себе так: „По мере отступания моря на юг и понижения базиса эрозии река все энергичнее работала над размывом и углублением своего русла". При этом помимо резких изменений солевого режима и подвижности воды изменялся также целый ряд не менее важных факторов, в частности характер грунта. Река, размывавшая даже твердые породы, безусловно размывала и уносила ил и мелкий песок, причем ряд форм, приуроченных к этим грунтам, теперь „не мог найти ни покоя, ни ила" (loc cit., стр. 50).

Каспийское море в конце понтического времени сократилось еще больше, чем Черное и Азовское. Согласно Батурину (5) оно занимало немного больше $^1/_3$ площади современного Каспия. Уменьшение Каспия в течение понтического времени Павловым (46), Ковалевским (39) и Богачевым (19) связывается с развитием оледенений в бассейне моря.

Отчлененные друг от друга понтические моря были сильно опреснены и населены пресноводными и солоноватоводными формами. Поэтому понтическая фауна резко отличается от сарматской, состоявшей из морских видов.

Последовавшее за понтическим акчагыльское море во всех отношениях было иным. Оно отличалось многоводностью и его северный залив прослежен далеко по Волге, Каме и Уфе. На западе оно широким проливом соединялось с Куяльницким морем, занимавшим бассейны Черного и Азовского морей. Соленость акчагыльского моря была высокой и в нем вновь появилась настоящая морская фауна, напоминающая сарматскую. Происхождение этой фауны, равно как и внезапное осолонение и обводнение Каспия, до последнего времени оставалось загадкой. Андрусов (loc. cit.), Губкин (22) и Архангельский (10) предполагали, что где-то существовало убежище в котором сарматская фауна пережила понтическое время и в акчагыле вернулась в Каспий. Однако детальные геологические исследования побережий Каспия таких убежищ не обнаружили.

В последнее время Ковалевский выступил с другой чрезвычайно интересной и изящно изложенной гипотезой (40). Этот автор находит, что только приток океанических вод мог превратить маленькое опресненное понтическое море в мощный соленоводный акчагыльский бассейн. По его мнению северный (волжский) залив акчагыль-

ского моря соединялся с бореальной трансгрессией Ледовитого океана, относящейся к миндель-рисскому (кромерскому) веку. Таким образом вдоль Урала лежал пролив, по которому океанические воды свободно проникали в Каспий.

Особый интерес представляет мнение Ковалевского о распространении ледников в бассейне Волги: он считает, что ледники рисского и миндельского оледенений занимали всю долину Волги и спускались до дельты и цитирует мнение Голынца о бэровских буграх, как о друмлинах одного из оледенений. Следует отметить, что еще Павлов (47) принимал распространение ледника до Сталинграда. Недавняя находка мамонта у Сталинграда подтверждает, как мне кажется, оледенение долины Волги у Сталинграда.

Ковалевский подчеркивает, что моментам наиболее сильного развития ледяного покрова соответствуют фазы наименьшей площади моря, что отмечено еще Павловым [1].

Дальнейшая история Каспия по Ковалевскому такова: в голоцене иольдиево, литориновое и анциловое моря имели сток в Каспий и их воды оттуда по Манычскому проливу проходили в Азовское и Черное моря. Именно таким образом можно объяснить проникновение в Каспийское море комплекса арктических форм, вопрос о происхождении которых до сих пор неясен [2]. Комбинируя геологические данные с указаниями древних латинских и греческих авторов, Ковалевский показывает, что еще за 3400 лет до наших дней „Каспий простирался по древней впадине Волги далеко на северо-запад и там оканчивался коротким протоком в роде современной Невы, но много более мощным, питавшим море из „мертвых" вод ледяного бассейна" (стр. 116). Это соединение прервалось только примерно за 2000 лет до наших дней [3]. При этом следует иметь в виду, что, как указал Яковлев (58), „обратное повышение земной коры после прогиба (под давлением ледника *Я. Б.*) происходило медленнее, чем повышение уровня океана от таяния ледника" (стр. 269).

Благодаря массе талых ледниковых вод и большому количеству мощных притоков, часть которых в настоящее время уже не существует (Узбой), Каспий в ранние исторические века (до начала нашей эры) находился в состоянии почти полного опреснения. Последующее осолонение произошло совсем недавно.

Из изложенных геологических данных можно сделать следующие два вывода, интересные с точки зрения вопроса о происхождении морских элементов в понто-каспийских реках:

1. Понто-каспийский бассейн пережил резкие изменения солености— от повышенной в сарматское и акчагыльское время до полного или

---

[1]. Связывание воды ледником, на которое указывают Павлов и Ковалевский, противоречит гипотезе, выдвигаемой Högbom (Bull. Geol. Jnst. Upsala, XIV, 1917 — цитирую по Spandl, 1926 и Бергу, 1928) для объяснения проникновения арктических форм в Каспий. По Högbom ледник, запрудив реки, текущие на север, образовал обширные озера, которые и гнал перед собой, пока не перелил их в бассейн Волги где-нибудь около Рыбинска. Русские авторы указывают на противоположное явление— обезвоживание районов, находившихся вблизи ледника.

[2] Последними по этому вопросу высказались Берг (Доклады Академии наук, 1928) и Гурьянова (Исследования морей СССР, вып. 18, 1933). Берг считает, что арктические формы попали в бассейн Волги в позднеледниковое время, когда побережье Балтийского моря, Ладожское и Онежское озера, бассейн Белого озера и Шексна входили в состав одного обширного озерного бассейна (Яковлев, 1928). Гурьянова находит, что „северные элементы фауны высших ракообразных Каспийского моря – иммигранты из Сибирского побережья Ледовитого моря... Проникновение этих форм из Ледовитого океана в Каспий шло где-то восточнее, ближе к Уралу, вне связи с Балтийским и Белым морями".

[3] После сдачи настоящей статьи в печать появилась, интересная работа Л. С. Берга, посвященная вопросу о колебаниях уровня Каспия за историческое время (Проблемы физической географии, т. I, 1934), в которой данные Ковалевского и особенно приводимые им сроки ставятся под сомнение („автор развивает такие парадоксы" и т. д.).

почти полного опреснения в понтическое и постглациальное время. Таким образом процесс превращения морского животного в пресноводное мог происходить в пределах самого моря.

2. Если действительно южный отрог миндельского ледника по волжской впадине проникал до моря, то вся оставшаяся в Волге фауна акчагыльского моря (если она оставалась), приходившегося на миндель-рисскую межледниковую эпоху, должна была уничтожиться нацело льдами, подобно тому, как это принимает для фауны Белого моря Дерюгин (30).

Это обстоятельство может послужить между прочим ответом на следующее положение Державина: „Для не согласных с высказанным мной предположением (о реликтовой природе волжских Peracarida. *Я.Б.*) нет оснований допускать активную иммиграцию каспийских выходцев в Волгу из моря в позднейшее время; при подобном допущении останется необъяснимым, почему одаренные приспособленностью к пресной воде организмы сначала покинули область своего распространения под влиянием ее опреснения, а затем заселили ее уже совершенно пресную" (23).

4. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом весь комплекс фаунистических и геологических данных, которыми мы в настоящее время располагаем, заставляет отказаться от теории реликтового происхождения морских ракообразных в понто-каспийских реках. Я не вижу ни одного факта, ее подтверждающего. Вся эта теория создалась на основании случайного совпадения известных до 1914 г. местонахождений морских перакарид с границами акчагыльской трансгрессии, но теперь, когда ясно, что достаточно полно изученное их распространение не стоит в связи ни с одной из морских трансгрессий (рис. 1), теория реликтового происхождения должна быть оставлена.

Следует оговориться, что в отдельных случаях мы действительно встречаемся с настоящими морскими реликтами. Так например в притоке Аракса—речке Кара-Су—Державиным (28) обнаружена колония каспийских рыб—Rutilus rutilus schelnovnikovi aburnus, Blicca bjoerkna transcaucasica и Alburnus alburnus hohenackeri и мной (16)—каспийский бокоплав—Pontogammarus robustoides setosus (Schäferna)[1]. Характерно, что морские реликты Кара-Су и некоторых других мелких водоемов отличаются от морских иммигрантов других рек двумя особенностями: 1) их ареал оторван от ареала морских видов, 2) все они морфологически резко отличаются от морских видов и являются их подвидами. Реликтовая природа фауны Кара-Су стоит в связи с особенностями геологической истории этого района. В плиоцене здесь образовались отчленившиеся от моря озера, фауна которых частично сохранилась в мелких речках и ручьях (28). Крупные притоки Каспийского, Черного и Азовского морей находились разумеется в совершенно ином положении.

Вслед за вопросом о способе проникновения возникает вопрос о времени проникновения морских ракообразных в реки. Но прежде чем к нему перейти, я остановлюсь на одном важном обстоятельстве, на которое до сих пор не обращалось должного внимания.

Помимо перехода морской фауны в пресные воды в Понто-Каспийском бассейне наблюдается также противоположный процесс—переход пресноводной фауны в море. Так например Шпандль (Spandl, 57) считает, что своеобразные каспийские Polyphemidae (Cercopagis, Apagis, Polyphemus exiguus) произошли от представителей родов Byto-

[1] Синоним—P. robustoides aralychensis Birstein.

trephes и Polyphemus[1], населяющих пресные воды Северной Европы и попавших в Каспий в середине ледникового периода вместе с водой, проталкиваемой ледником. Но наиболее показательной группой, дающей прекрасный пример проникновения пресноводных форм в море, могут служить рыбы. В последних списках ихтиофауны Каспийского и Азовского морей, составленных Книповичем (38, 39), из 75 форм в первом—32 и из 82 форм во втором—22 являются по происхождению



Рис. 1. Карта распространения
● — Dikerogammarus haemobaphes (Eichw.)
▲ — Chaetogammarus tenellus (G. O. Sars)
...... границы Сарматского моря (по А. Мазаровичу, 1933)
—.—.— границы Понтического моря (по А. Архангельскому, 1932)
----- границы Акчагыльско-Куяльницкого моря (по А. Архангельскому, 1932)
(Схематизировано)

пресноводными. Интересно отметить, что паразитирующие на каспийских рыбах ракообразные по исследованиям Маркевича (42) представлены главным образом пресноводными видами. Нигде в мире, насколько мне известно, не наблюдается в таких размерах, как в Понто-Каспийском бассейне, подобное смешение морской и пресноводной фауны.

Это интересное явление можно легко объяснить, если вспомнить о послеледниковом опреснении наших южных морей, о котором говорилось в обзоре геологических данных. Грань между морем и пресноводным водоемом в это время по всей вероятности настолько стерлась, что для переработанной морской (бывшей) фауны река уже не являлась чуждой средой, точно так же как и пресноводные рыбы

[1] Генетическую близость Bytotrephes u. Cercopagis признают также Бенинг (Int. Revue d. ges. Hydrob u. Hydrogr., Bd. IV) и gurney The origin and conditions of existence of the fauna of Freshwater. Trans. of the Norfolk Nat. soc., vol. 9).

без всякого труда расширили свой ареал за счет недоступного для них раньше в силу своих физико-химических условий моря. Последующее постепенное осолонение повидимому незначительно повлияло на сложившиеся в основном в постглациальное время ареалы пресноводных рыб, может быть несколько сократив область их распространения в море. Может быть именно оно рассортировало рыб на биологические типы—проходных, полупроходных и туводных, установленные еще Кесслером. На способность некоторых рыб переходить от жизни в реке к жизни исключительно в море указывают между прочим любопытные данные К. А. Киселевича (37). Существование в Северном Каспии отдельных колоний не заходящего в пресную воду „морского" сазана Киселевич связывает с сокращением дельты Волги, ведущим к изоляции этих колоний от общей массы „ямного" сазана, живущего преимущественно в пресной воде.

На значении изменений солености для проникновения морских организмов в пресную воду в последнее время остановился Зенкевич (34). Указывая на вероятное сильное опреснение в четвертичное время окраинных морей полярного бассейна, этот автор полагает, что переработанная морская фауна, пережив резкое понижение солености, стала проникать в пресную воду, и объясняет таким образом распространение ледниковых реликтов. Как отмечает Зенкевич, между историей окраинных морей Полярного бассейна, с одной стороны, и Черного, Азовского и Каспийского морей—с другой, существует полная аналогия, и вселение морских элементов в реки Понто-Каспийского бассейна может быть объяснено также „солевыми пульсациями".

Последнее значительное опреснение Каспийского и Азовского морей имело место, как мы видели, совсем недавно. Если оно действительно стимулировало проникновение морских элементов в пресную воду, то все морские животные понто-каспийских рек суть очень молодые недавние вселенцы. Этот вывод подтверждается некоторыми примерами, иллюстрирующими быстрое продвижение ракообразных морского происхождения вверх по рекам почти на наших глазах. Немалую роль при этом сыграло развитие искусственных каналов, соединивших отдельные системы. Обнаруживший в 1910 г. в Мюггельском озере Corophium curvispinum Вундш[1], исходя из вполне достоверных данных предыдущих авторов, не находивших там этого рака, предполагает, что Corophium распространился по Германии и дошел до нижнего Одера совсем недавно. Также в последнее время появился он согласно Риху и Сцидату (Riech und Szidat)[2] в опресненной зоне Фришгафена и Куришгафена. Яроцкий и Демьянович (59), констатировавшие присутствие Chaetogammarus tenellus в Висле, тоже считают, что „hier ein neuer Fall von Ingression eines typischen ponto-kaspischen Autoehtons in die Binnengewässer von Mitteleuropa festgestellt wurde" (стр. 517). Очень показательны данные по недавнему расселению. Astacus leptodactylus, на глазах человека двигающегося вверх по рекам понто-каспийского бассейна, вытесняя более древний вид A. astacus (17).

Заселение Средней Европы понто-каспийскими рыбами произошло тоже недавно. Анализируя происхождение ихтиофауны Венгрии, Ганко (Hanko, 21) указывает, что понто-каспийские рыбы-иммигранты не встречаются в Англии, отделение которой от материка относится к литориновому времени. Отсюда можно сделать вывод о вселении их в Европу только в около- или послелиториновое время.

---

[1] Wundsch H., Weitere Beiträge zur Frage der Süswasserform von Corophium curvispinum G. O. Cars-Sitzb. Ges. Naturf. Freunde Berlin. 1915, Idem. Weitere Fundorte der Süsswasserform von Corophium curvispinum G. O. Sars in der Baltischen Tiefebene. Arch. f. Hydrobiologie, 1919.

[2] Цитирую по Яроцкому и Домиановичу (Jarocki u. Demianowicz).

Таким образом проникновение морских элементов в реки понто-каспийского бассейна стало возможным после преобразования морской фауны в условиях резких колебаний солености и сейчас мы присутствуем при активном и чрезвычайно интенсивном расселении по системам рек морских животных, быстро расширяющих свои ареалы.

ЛИТЕРАТУРА

1. Андрусов Н., Материалы к познанию прикаспийского неогена. Акчагыльские пласты. Труды геологического комитета, т. XV, № 4, 1902.—2. Id., О возрасте и стратиграфическом положении акчагыльских пластов, Записки минералогич. о-ва, т. XLVII, вып. 1, 1911.—3. Анненкова Н. П., Пресноводные и солоноватоводные Polychaeta СССР. Определители организмов пресных вод СССР, вып. 2, 1930.—4. Архангельский А. Д., Геологическое строение СССР, 1932.—5. Батурин В., 1. Петрография песков и песчаников продуктивной толщи. 2. Физико-географические условия века продуктивной толщи, Труды Азербайджанского нефтяного исследоват. ин-та, 1, 1931.—6. Беклемишев В. Н., К вопросу о речных Peracarida Понто-Каспийского бассейна, Русский гидробиолог. журн., т. II, № 11—12, 1923.—7. Белинг Д. Е., Материалы по гидрофауне и ихтиофауне нижнего течения реки Днепра, Труды Всеукр. гос. черн.-аз. научно-пром. опытн. ст., т. I, 1925.—8. Id., До вачування тваринного населения в порожистій частині та в сумежних з нею районах Днепра. Вісті Н.—Д. инст. водн. госп. укр., т. II, ч. I, 1929.—9. Бенинг А. Л., Об амфиподах окрестностей Киева, Тр. Днепр. биол. ст., № 2, 1915.—10. Id., К изучению придонной жизни реки Волги, Монографии Волжской биол. ст., № 1, 1924.—11. Id., О каспийских ракообразных в бассейне реки Волги. Русский гидробиолог. журн., т. III, № 3—5, 1924.—12. Бенинг А. Л, Studien über die Malakostraken des Wolgabasins intern. Revue d. ges. Hydrobiol. und Hydrogr., Bd. XII, 1929, Bd. XIII, 1925.—13. Id., Каспийские реликты среднего течения Урала, Русский гидробиолог. журн., т. VII, 1928. — 14. Id., Понто-каспийские элементы в реке Днестре, Ibidem.—15. Берг Л. С., Аральское море, 1908.—16. Бирштейн Я. А., Malacostraca Армении, Тр. Севанской озерной станции, т. IV, вып, 1—2, 1932.—17. Бирштейн Я. А. и Виноградов Л. Г., Пресноводные Decapoda СССР и их географическое распространение, Зоологический журнал, т. XIII, вып. 1, 1934.—18. Богачев В. В., Руководящие окаменелости разреза Апшеронского полуострова, Труды Азерб. нефт. инст., вып. 4, 1932—19. Id., Материалы по изучению третичной ихтиофауны Кавказа, Ibid., вып. 15, 1933.—20. Buchalowa W. J., Die Malakostraken marinen Ursprungs im mittleren Stromlauf des Dons. Zool. Anzeiger., Bd. 85, 1929.—21. Hanko B., Ursprung und Verbreitung der Fischfauna Ungarns, Archiv für Hydrobiologie, Bd. XXIII, № 4, 1932.—22. Губкин И. М., Проблема акчагыла в свете новых данных, 1931.—23. Державин А. Н, Каспийские элементы в фауне бассейна Волги, Тр. Ихтиол. лаб. Упр. Касп.-Волжск. пром., т. II, вып. 5, 1912.—24. Id., Дексбах Н. К. и Лепнева С. Г., Каспийские элементы в фауне верхней Волги, Тр. Яросл. ест.-ист. о-ва, т. III, вып. 1, 1921.—25. Державин А. Н., Каспийские ракообразные в фауне рек Южного Каспия, Русский гидробиол. журн., т. II, № 8—10, 1923.—26. Id., Пресноводные Peracarida Черноморского побережья Кавказа, Ibid., т. III, № 6—7, 1924.—27. Id., К познанию перакарид реки Урала, Ibid., т. V, № 3—4, 1926.—28. Id, Рыбы реки Кара-Су, Изв. Бакинской ихтиол. лаб., т. II, вып. 1, 1926.—29. Id., К познанию верхнесарматских амфипод Понто-Каспийской области, Бюлл. Моск. о-ва исп. природы, отд. геологич., т. XXXV, 1927.—30. Дерюгин К. М., Фауна Белого моря и условия ее существования, Исслед. морей СССР, № 7—8, 1928.—31. Дмитриев Н. А., К современному состоянию рыболовства в низовьях реки Терека, Изв. Даг. ихт. лаб., вып. 1, 1930.—32. Dudich E., Neue Krebstiere in der Fauna Ungarns. Archivum Balatonicum, vol. 1, 1927.—33. Жадин В. И., Пресноводные моллюски ССР, 1933.—34. Зенкевич Л. А., Некоторые моменты зоогеографии полярного бассейна в связи с вопросом о его палеогеографическом прошлом, Зоологический журнал, т. XII, вып. 4, 1933.—35. Зернов С. А., Общая гидробиология, 1934.—36. Зыков В. П., Материалы по фауне Волги и гидрофауне Саратовской губернии, Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou, t. XVII, 1903.—37. Киселевич К. А., Промысловые рыбы Волго-Каспийского района, их привычки и особенности, Астрахань, 1926.— 38. Книпович Н. М., Гидрологические исследования в Каспийском море в 1914—1915 гг., Тр. Касп. эксп, 1921.—39. Id., Гидрологические исследования в Азовском море, Тр. Аз.-Черн. научно пром эксп., вып., 5, 1932.—40. Ковалевский С. А., Лик Каспия, 1933.—41. Кузнецов И. Д., Терские речные и притерские морские рыбные промыслы, 1898.—42. Markewitsch A. P., Les Crustacés parasites des poissons de la mer Caspienne. Bull. de l'inst, Oceanographique Monaco, № 658, 1933.—43. Мартынов А. В., О высших ракообразных окрестностей Ростова н/Д, Тр. о-ва естеств. при Донском ун-те, т. I, вып. 3, 1919.—44. Id., О некоторых интересных формах Malacostraca из пресных вод Европейской России и их распространении, Русск. гидробиолог. журн., т. III, 1929.—45. Id., О реликтовых ракообразных бассейна Нижнего Дона, Ежегодник Зоол. муз. Росс. акад. наук., т. XXV, 1925.—46. Id., Gammaridae нижнего Днепра, Тр. Всеукр. гос. Черн.-Аз. научно-пром. опытн. ст., т. 1, 1925.—47. Павлов А. П., О геологической

истории Европейского континента, Отч. Моск. ун-та за 1913—14 г.—48. Pallas P. S., Reise durch verschiedene Provinzen des Russ. Reichs, 1771—1776.—49. Сарс Г. О. Mysidae, Труды Касп. эксп., 1904 г., т. 1, 1907.—50. Id., Notes on the Crustacean Fauna of the Caspian Sea, Сборн. в честь Н. М. Книповича, 1927.—51. Скориков А. С., Отчет о деятельности Волжской биологической станции за 1902 г., 903.—52. Совинский В. К., Введение в изучение фауны Понто-Каспийско-Аральского морского бассейна, Зап. Киевск. общ. ест., т. XVIII, 1904.—53. Третьяков Д., Mesomysis volgensis nov. sp. (из материалов экскурсии 1905 г. по Волге), Тр. С.-Пет. о-ва ест., т. XXXVIII, 1908.—54. Фадеев Н. Н., Морские элементы в фауне бассейна р. Сев. Донец, Русский гидробиол. журн., т. II, 1923.—55. Id., Отчет о работах Донецкой научной экспедиции (в 1927 г.), Труди Донецькоі науковоі експедиціі, № 1, 1930.—56. Шарлеман Н. В., Заметка о некоторых ракообразных Днепра, Русский гидробиол. журн., т. I, 1922.—57. Spandl H., Die Beziehungen der Wassertierwelt zur Eiszeit. Die Eiszeit, Bd. II, H. 2, 1926.—58 Яковлев С. А., К вопросу об иольдиевом море в Балтике и о соединении Балтийского моря с Белым в позднеледниковое время, Изв. Госуд. географ. о-ва, т. 66, вып. 2, 1934.—59. Jarocki J. und Demianowicz A., Ueber das Vorkomman des ponto-kaspischen Amphipoden Chaetogammarus tenellus (G. O. Sars) in der Wisla (Weichsel), Bull. Acad. Polon. Sc. Lettres., 1931.

MATERIALEN ZUR GEOGRAPHISCHE VERBREITUNG DER WASSERTIEREN DER UdSSR[1]

4. ZUR FRAGE ÜBER DIE HERKUNFT DER MARINEN CRUSTAZEEN IN DEN FLÜSSEN DES PONTO-KASPISCHEN BASSINS

J. A. Birstein

Die marinen Malacostraca sind als in fast allen Flüssen des Ponto-Kaspischen Bassins vorkomend bemerkt worden.

Es werden zwei Hypothesen vorgeschlagen, welche die Wege, auf denen der Uebergang dieser Crustazeen aus den Salzgewässern ins Süsswasser vor sich gegangen sein soll, verschieden beleuchten. Nach einer von diesen Hypothesen stellen die marinen Crustazeen in den Flüssen Relikten der Meerestransgressionen in der Tertiärperiode vor, der Meere, die die jetzigen Fundorte der zu erforschenden Tiere bedeckten oder welchen sie sich näherten. Nach dem Zurücktreten des Meeres blieb die Meeresfauna unter der Einwirkung eines allmählichen Süsswerdens, in den Flüssen im Gebiet ihrer Hauptverbreitung z. T. erhalten. (Derzhawin, Behning, Martinow). Die die andere Hypothese vertretenden Verfasser sehen die marinen Crustazeen als aktive Immigranten aus dem Meere in die Süssgewässer an, die in die Flüsse getrieben vom natürlichen Bestreben zur Erweiterung ihres Areals durchgedrungen sind (Sars, Skorikow· Berg, Beklemischew, Fadeew). Zum Zwecke einer Lösung der Frage darüben, welche von diesen Hypothesen zur Aufklärung der Tatsache des Vorkommens von marinen Elementen in den Flüssen des Ponto-Kaspischen Bassins dienen kann, hat der Autor eine Gegenüberstellung von schon bekannten faunistischen und geologischen Angaben unternommen.

Diese Gegenüberstellung führt uns zu folgenden Schlussfolgerungen.

1. Die Fähigkeit der Malacostraca den Strom zu überwinden und sich tätig stromaufwärts zu bewegen bleibt unbestritten und wird von allen Verfassern anerkannt.

2. Die in den Flüssen vorkommende Meeresfauna, besonders die des Ober- und Mittellaufes, besteht fast ausschliesslich aus zum selbständigen Fortbewegen fähigen Formen. Sich langsam fortbewegende und festsitzende Tiere sind dort nicht gefunden worden. Nach der de Relikten- Theorie, wäre gerade das Gegenteil zu erwarten.

---

[1] I. L. A. Zenkewitsch. Beiträge zur Zoogeographie des nördlichen Polarbassins im Zusanumenhang mit der Frage über dessen paläogeographische Vergangenheit. Zool. journal, T. XII, Lief. 4, 1933 II. I. A. Birstein und L. G. Winogradow. Die Süsswasserdekapoden der UdSSR und ihre geographische Verbreitung, ibid., т. XIII, lief 1, 1934, III. L. A. Zenkewitsch. Ueber das Vorkommen der Brackwasserpolychaete Manayunkia (M. polaris n. sp.) an der Murmanküste. Zool. Anzeiger, Bd. 109, H. 7—8, 1935.

3. Sollte man mit dem Standpunkt der Vertreter der Relikten-Herkunft der marinen Crustazeen in den Flüssen einverstanden sein, so müsste man anerkennen, dass gleiche Arten in verschiedenen Flüssen als Relikten verschiedener geologischer Epochen betrachtet werden müssten: für die Donau stellen sie Relikten der Sarmatzeit (Dudich) vor, für den Dnjepr—der Pontischen Zeit (Martinow), für die Wolga der Aktschagylzeit (Derzhawin, Behning). Da die Meeresfauna der genannten Epochen, wie aus palaeontologischen Angaben bekannt ist, eine verschiedenartige war, klingt eine ähnliche Stellung ganz unwahrscheinlich. So z. B., unterscheiden sich die von Derzhawin beschriebene sarmatischen Amphipoden scharf von Formen der Gegenwart.

4. Es ist aus der Geschichte der Meere der Tertiärperiode bekannt, dass diese Meere die Phase eines völligen oder fast völligen Süsswerdens durchgemacht haben; heraus folgert, dass der Prozess der Anpassung der Meerestiere zum Leben im Süsswasser im Meere selbst vorgegangen sein konnte.

5. Die grosse Vereisung muss zweifellos eine mächtige negative Wirkung auf die ganze Fauna der Tertiär-Epoche ausgeübt haben.

Der Gletscher soll, nach einigen Angaben, bis zum Wolga-Delta vorgedrungen sein (Kowalewskij, Golynetz). In solchem Falle musste die ganze vor der Eiszeit existierte Wolga-Fauna vom Gletscher total vernichtet sein, ebenso, wie es für das Weisse Meer angenommen wird (Derjugin).

Alle diese Erwägungen zwingen uns die Hypothese der Relikten-Herkunft der marinen Crustazeen in den Flüssen des Ponto-Kaspischen Bassins abzulehnen und die aktive Immigration derselben aus dem Meere in die Flüsse anzuerkennen.

Die geologische Geschichte eines Rayons nimmt nur in einzelnen Fällen die Gestalt an, dass ein Bezirk des Meeres mit seiner Fauna isoliert wird. Dieselbe verwanden sich unter der Enwirkung eines allmählichen Süsswerdens in eine Süsswasserfauna (Fluss Kara-Su in Armenien; Derzhawin, Birstein). In diesen Fällen haben wir es aber mit gut von den typischen Meeresarten abgesonderten Unterarten zu tun, die in ganz vom Meere isolierten Wasserbecken wohnen.

Was den Zeitabschnitt anbetrifft, während dem die marinen Crustazeen in die Flüsse eingedrungen sind, so haben wir Grund anzunehmen, dass diese Erscheinung zur quartärperiode zu rechnen ist. Die gewaltige das Eindringen der Meer sfauna in die Süssgewässer stimulierende Wirkung des Süsswerdens von Meerwasserbecken ist vor kurzem von Zenkewitsch eingehend untersucht worden. Das relativ erst unlängst stattgefundene postglaciale Süsswerden der Meere des Ponto-Kaspischen Bassins durch Tauwasser des Gletschers ruft keine Zweifel hervor. Es ist leicht möglich, dass gerade dieses Süsswerden das Immigrieren der Peracarida in die Wolga, die Donau, den Dnjepr, den Don und andere Flüsse hervorgerufen hat und entspricht dieser Umstand den bekannten Angaben über ein aktives Weitersiedeln der Ponto-Kaspischen Crustazeen gerade in letzter Zeit (Astacus leptodactylus nach Birstein und Winogradow, Chaetogammarus tenellus nach Jarocki und Demianowicz, Corophium curvispinum nach Wundsch).

Die Besiedelung Westeuropas durch Ponto-Kaspische Fische ist ebenfalls relativ unlängst vor sich gegangen (Hanko). Das Süsswerden der Meere des Ponto-Kaspischen Bassins führte, ausser dem Eindringen der Meeresfauna in die Süssgewässer auch zur entgegengesetzten Erscheinung, zur Immigration der Süsswasserfauna in das Meer (Fische, Oligochaeta, Polyphemidae nach Spandl, Chironomidae). Auf diese Weise erscheint das Ponto-Kaspische Bassin, als ausschliesslich seltenes Beispiel einer Mischfauna aus marinen und Süsswasserelementen.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XIV 1935 г. ВЫП. 4

О ПОНТИЙСКОЙ ФАУНЕ

Проф. А. Бартенев (Алма-Ата)

Настоящая статья — одна из серии моих последних работ по строению фауны Палеарктики (Бартенев, 1932, 1933). По вопросу о теоретических основах этой работы отсылаем читателя к моим прежним статьям. Как и в предыдущих работах, мы излагаем здесь только основные положения и приводим краткие примеры. Специальная проработка отдельных групп животных Палеарктики последует в ближайших работах (Бартенев, 1936, а, б, в и др.). Работа в основном написана в Алма-Ате, чем объясняется ряд пробелов в использовании научной литературы.

1. О СРЕДНЕЙ ПОДОБЛАСТИ ПАЛЕАРКТИКИ (ВМЕСТО ВВЕДЕНИЯ)

Среднюю подобласть Палеарктики (Бартенев, 1933) грубо можно разделить на европейскую (средиземноморскую) и азиатскую (туранс-центрально-азиатскую) части; переходная полоса между ними занимает пространство от реки Дона и Центрального Кавказа (Предкавказья и Закавказья) до востока союзной Средней Азии. Из них центральноазиатская фауна ведет в основном свое начало из древнего Сибирско-китайского материкового щита, а средиземноморская, более молодая, образовалась первоначально на островах древнего океана Тетис, связанных в своей истории с неогеновыми горообразовательными процессами (Альпы, Кавказ и т. д.). Возникновение этих островов наметило последующее отделение Тетиса от изолированных морских бассейнов к северу от этих островов, как-то: бассейнов Сарматского, Венского и др. В связи с этим главная масса видов подобласти может быть разбита на: 1) виды, широко распространенные с запада на восток вдоль всей подобласти (от Атлантического до Великого океана); 2) такие же виды, но с перерывом по середине, т. е. виды с прерывчатым распространением (крайний запад и крайний восток); 3) виды только восточные и 4) виды только западные.

Из них виды, широко распространенные с запада на восток, различны по происхождению; и мы еще не нашли способов бесспорно во всех случаях различать среди них западные и восточные по происхождению виды. Многие из них — доледниковые — аутохтоны; часть последних к современной эпохе стала сдавать в своем распространении и подчас превращалась в локальные виды. Часто такая локальность касается именно западной половины подобласти, пережившей влияние ледниковой эпохи при равномерном нелокальном распространении тех же видов в Азии (например Sympetrum depressiusculum и Sympetrum pedemontanum среди

стрекоз). По вертикальному распространению здесь очевидно имеются представители всех 3 зон: нижней, средней и верхней; так, только на низменностях летает Libellula fulva, наиболее обычны для средней Sympertum vulgatum, Sympetrum pedemontanum, Sympetrum depressiusculum, Aeschna coluberculus (стрекозы) и др.; в горной — горные бараны и т. д. Выяснение различий в происхождении видов этих трех групп оставляет еще себя ждать. Вероятно виды средней и горной вертикальных зон связаны своим происхождением чаще всего с ледниковым периодом; виды же низменностей пережили там в укромных местах этот последний. О прерывчатых видах средней подобласти см. у Берга (1909, 1918) и Бартенева (1933).

Виды только восточного и только западного распространения в подобласти а) имеют и соответствующее происхождение, или б) раньше были распространены по всей подобласти. Так, стрекоза Libellula depressa имеет теперь преимущественно европейское распространение, но отдельные недавние находки ее в Азии (на Алтае, Григорьев, 1906; окрестности Алма-Ата, Бартенев, 1929; Сычуань, Нидгем — Needham, 1930) говорят, что вид был широко распространен и на востоке подобласти.

Виды западной части последней, части, которая нас здесь специально интересует, представляют по происхождению прежде всего две следующие группы: 1) эгейские виды с первоначальным очагом в области доледниковой эгейской суши (частично с примесью видов африканского происхождения) и 2) лузитанские виды (Шарф, 1918), происшедшие на материке, некогда объединявшем юго-западную Европу и Северную Америку, а ныне приуроченные прежде всего к приатлантическим странам (Пиренейский полуостров, Франция, Ирландия). Некоторые из эгейских и лузитанских видов распространяются на восток до Центрального Кавказа; при этом эгейские виды идут повидимому на запад до Атлантического океана много чаще, чем лузитанские виды на восток до Кавказа.

История лузитанских видов вызывает споры. По этому поводу была недавно (5.III.1931) специальная дискуссия (Nature, CXXVII, № 3204, 1931, стр. 501—502). Несомненно, что лузитанские виды принадлежат средней, а не южной подобласти Палеарктики; некоторые из них, имеющие родственные формы в Северной Америке, сохранились до наших дней только в отдельных пунктах Западного Кавказа (Calchas nordmann, Prometheomys schaposchnikovi, зубр и др.). Лузитанский элемент в Европе несомненно относится к очень древнему времени; он говорит о былой (начало или середина третичного периода) связи юго-западной Европы с Северной Америкой. Все это хорошо согласуется с теорией Вегенера. Во всяком случае лузитанские виды по нашему мнению не свидетельствуют ни о северной по положению, ни о ледниковой по эпохе связи Западной Европы с Северной Америкой. Случаи же прерывчатого распространения некоторых лузитанских видов на побережье Атлантического океана (Пиринейский полуостров, Франция, Ирландия) представляют лишь реликтовые остатки былых сплошных ареалов, а совсем не результат миграций с юга до Ирландии (как это предполагает Шарф, 1918).

Мы здесь займемся специально понтийской фауной. Термин этот не однозначен с эгейской фауной, он шире последней. Понтийскими мы будем называть виды, с разных сторон подходящие, окружающие Черное море, древний Понт. Ряд авторов относит к понтийской провинции Черноморское побережье Кавказа (Комаров, 1909; Фомин, 1915; Бялыницкий-Бируля, 1917; Уваров, 1921; Довнар-Запольский, 1927; Бартенев, 1930; все это цитировано по Бартеневу, 1930, стр. 76—

77); но все же содержание, вкладывавшееся ими в это понятие, различно. Приблизительно в нашем смысле говорил о понтийской фауне Я. Щелкановцев, различающий: а) северопонтийские виды, распространенные «от Крайны и окр., Вены на западе, через Венгрию, Румынию, Южную Россию до Северного Кавказа и Закавказья и т. п.» и б) южнопонтийские, которые охватывают «Черное море с юга, занимая кроме Кавказа северную Персию, Малую Азию и для многих из них, продолжаясь и в Сирию» (Щелканцев, 1909, стр. 6—7). О наших данных о распространении понтийских видов см. ниже.

2. О ПОНТИЙСКИХ ВИДАХ

Итак, понтийскими видами мы называем такие, которые с разных сторон примыкают или окружают Черное море. Среди них 1) одни характерны для бывшей эгейской суши, т. е. для стран, лежащих к югу от Балканского узла гор, от Кавказского хребта и от Черного моря и представляющих обломки ее, и 2) другие, которые мы называем северопонтийскими, окружают Черное море прежде всего с севера и имеют корни в доледниковой фауне; эти виды сохранились к северу от горной зоны Альпы—Кавказ. По современным особенностям и по распространению эгейские виды можно делить на южно- и кругопонтийские. Как увидим ниже, первые из них характеризуются между прочим тем, что в случае современного их движения к северу проделывают это путем образования одного северо-восточного языка (из Западной Европы в Европейскую часть СССР и Сибирь: кругопонтийские же виды идут к северу или двумя языками: северовосточным (аналогично с южнопонтийскими видами) и северным (из Юго-восточной Европы и из Передней Азии), или сплошным фронтом (т. е. без диференцировки отдельных языков). Частично с южнопонтийскими видами по указанному признаку бывают сходны виды и иного происхождения, например прерывчато встречающиеся на западе и востоке средней подобласти.

Понтийские виды требуют изучения их ареалов в динамике (Бартенев, 1932); у этих ареалов необходимо различать: 1) более древний отдел, очаг ареала, и 2) более новые изменения ареала, а также 3) современные тенденции этих изменений. Только такой анализ позволит ухватить все специфические особенности истории и современного состояния ареалов понтийских видов; причем в зоогеографии важны оказываются не столько величина, форма и подчас даже не расположение ареала, сколько тип последнего и тип его изменений. Кроме того здесь оказывается очень целесообразен принцип «руководящих местностей» (аналогично геологическому принципу «руководящих ископаемых»); действительно, оказывается, существуют для каждого типа видов определенные страны (подчас немногие и географически иногда небольшие), присутствие в которых для их зоогеографической характеристики особенно показательно: присутствие же или отсутствие в других странах (подчас более обширных) зоогеографически оказывается более безразличным.

3. О ДРЕВНИХ ОЧАГАХ ЮЖНОПОНТИЙСКИХ ВИДОВ

Современные ареалы южнопонтийских видов характерны тем, что состоят из 1) древнего доледникового очага (или остатков такового) и 2) послеледникового северо-восточного языка. Древний очаг их является остатком доледникового плиоценового распространения и занимает разбитую впоследствии на осколки (в былое время сплошную) эгейскую сушу. Виды последней были конечно различного происхо-

ждения (аутохтоны западной части средней подобласти, африканские иммигранты и т. п.). Но главные ее элементы успели так сжиться между собой, что мы имеем основание говорить об эгейской фауне как об одном целом. В свое время южнопонтийская фауна имела довольно широкое географическое распространение, но нас здесь интересуют не столько былые ее границы, сколько современные остатки древнего очага (ареала) этой фауны, т. е. нас больше интересует список современных стран, являющихся остатками древнего эгейского очага этих видов, чем положение и тип границ последних.

К послеледниковому очагу типичных южнопонтийских видов относятся по меньшей мере следующие страны: Балканский полуостров (особенно его южная половина), реликтовые острова Эгейского моря, Малая Азия, другие страны Передней Азии (Сирия, Месопотамия, реже Персия), Черноморское побережье Кавказа, Западное Закавказье и южная часть Крыма. В некоторых случаях этот древний очаг сохранился до наших дней в своем полном виде; но чаще этот очаг претерпел те или иные разрушения и уменьшения и в настоящее время представляет только отдельные разрозненные части или осколки прежде сплошной площади. При этом наиболее типично сохранение южнопонтийских видов в пределах древнего очага в следующих странах: южная часть Крыма, Черноморское побережье Кавказа и вероятно отдельные места в Малой Азии. Так, современная прерывчатость древнего эгейского очага очень характерна для южнопонтийских видов.

Типичной восточной границей древнего очага южнопонтийских видов является в современную эпоху Центральное Закавказье или Черноморское побережье Кавказа. Восточнее такие виды идут далеко не всегда. Так, среди просмотренных нами Insectivora, Chiroptera, Carnivora, рептилий, амфибий и скорпионов мы насчитали 49 южнопонтийских Artenkreise (в этой статье и в дальнейшем мы будем черпать примеры из этих групп животных). Так, среди этих 49 видов в Восточном Закавказье водится 30 видов, т. е. 61,2%, в Закаспийском крае водится 3 вида, 6,1%, в б. Туркестане водится 4 вида, 8,2%.

На западе древний очаг южнопонтийских видов оканчивался и часто оканчивается и теперь на Балканском полуострове. В Северной Африке сохранилось 11 видов и 2 под вопросом, т. е. 22,4—26,5%. По северным берегам Черного моря (кроме Крыма) наши виды всегда отсутствуют.

Нахождение южнопонтийских видов в Крыму особенно характерно, и Крым несомненно является для них одной из руководящих местностей. Но характерен не самый факт нахождения видов в Крыму; часть южнопонтийских видов успела там уже вымереть. Но это не убавляет руководящего значения Крыма для них. Характерно то, где именно в Крыму водятся южнопонтийские виды, если они вообще там имеются. Теперь ясно уже, что южная и горная часть Крыма в своей истории связаны именно с Малой Азией (не с Балканами и не с Кавказскими горами) и что именно с этой стороны Крым входил некогда в состав эгейской суши. Напротив, на севере связи Крыма с нынешним СССР тогда не было. И вот в соответствии с этим оказывается, что те южнопонтийские виды, которые водятся в Крыму и поныне, распространены там прежде всего именно в южной, горной части, а не в северной, степной. Правда, часть этих видов водится по всему Крыму, но это уже новейшие результаты и опять-таки такие виды имеются и в его южной части. Но характерно то, что нет таких южнопонтийских видов, которые водились бы в северной части Крыма при отсутствии в южной. Наконец виды, пробрав-

шиеся и в северную часть Крыма, обычно отсутствуют в прилежащих южнорусских степях, т. е. на материке к северу от полуострова. Все это великолепно увязывается с тем, что южнопонтийские виды Крыма в своей истории, так же как и сам Крым, связаны с югом, с Малой Азией, откуда они сюда попали, а не с севером, не с материком. Отсюда первичным обитанием в Крыму является для южнопонтийских видов южная горная его часть, а не северная. Итак, для южнопонтийских видов особо характерно не просто присутствие их в Крыму, а в случае этого присутствие именно в южной горной его части и обычное отсутствие в северной (одинаково в случаях присутствия или отсутствия в южной).

Иллюстрируем это цифрами. Из 49 видов

совсем отсутствует в Крыму	30 видов,	т. е.	61,2%
водится только в южной части его	14 »	»	18,6%
водится по всему Крыму	5 »	»	10,2%
водится в северной части при отсутствии в южной	— »	»	0,0%
Всего	49 »	»	100%

Итак, для южнопонтийских видов характерно: 1) окружение Черного моря с юга, с востока и запада, но (даже в случае присутствия в Крыму) без замыкания с севера и 2) распространение на запад на Балканский полуостров (85,7%) и редкость такового на восток до б. Туркестана (8,2%).

Другим руководящим остатком древнего очага южнопонтийских видов является Черноморское побережье Кавказа. Как мы знаем (Бартенев, 1930), последнее вообще характерно доледниковыми реликтами европейского типа, но в то же время и сильным современным убыванием и вымиранием видов (Бартенев, 1930), неудивительно, что южнопонтийских видов там осталось теперь не более 85,5%, а в Западном Закавказье кроме Черноморского побережья — 73,6%. Итак, сильное современное вымирание реликтов на Черноморском побережье Кавказа успело снизить процент южнопонтийских видов почти до процента Западного Закавказья. При этом очень редко южнопонтийские виды водятся в Западном Закавказье при отсутствии на Черноморском побережье; таких случаев мы насчитали 6 из 49, т. е. 12,2%. Вспомним, что в Восточном Закавказье водится 30 видов, т. е. 61,2%, причем имеются случаи нахождения южнопонтийских видов в Восточном Закавказье при отсутствии в Западном. Сюда относятся:

Виды	Закавказье		Черноморское побережье
	Восточное	Западное	
Rhynolophus euryale	+	—	+
Myotis emarginatus	+	—	—
Clemmys caspica	+	—	—
Testudo ibera	+	—	+
Coelopeltis monspessulana	+	—	—

О кажущемся обходе видами Закавказья см. Бартенев, 1933.

Следующим руководящим местонахождением южнопонтийских видов является южная часть Предкавказья. Здесь мы имеем следующие цифры:

Предкавказье

	Западное	Восточное	Западное и восточное
Отсутствует видов	24; 48,9%	31; 63,8%	23; 46,9%
Водится только в южной части (прижаты к горам)	21; 42,9%	14; 28,6%	21; 42,9%
Водится повсевместно	3; 6,1%	2; 4,1%	—
Нет сведений	1; 2,1%	2; 4,1%	—
Итого	49; 100 %	49; 100 %	—

При этом только Sorex raddei найден в Восточном Предкавказье при отсутствии в Западном. Отсутствуют во всем Предкавказье 23 вида, т. е. 46,9%. Значит для южнопонтийских видов характерно или 1) полное отсутствие в Предкавказье, или 2) нахождение только в южной его (преимущественно Западного Предкавказья) части («прижаты к горам») (53%). Именно северную границу южнопонтийских видов мы считаем в Предкавказье южной границей средней подобласти Палеарктики (приблизительно Краснодар, Ставрополь) (Бартенев, 1933). Предкавказские «прижатые к горам» нахождения южнопонтийских видов являются реликтовыми, доледниковыми. Очевидно в доледниковое время некоторые южнопонтийские виды (или их предки) водились и к северу от Главного Кавказского хребта и теперешнее их там отсутствие или малое распространение есть результат вытеснения их оттуда только в эпоху оледенений; только часть этих видов сумела удержаться там до наших дней в наиболее укромных местах, особенно близ самого Кавказского хребта. Особенно типичны в этом отношении локальные, резко изолированные местонахождения у самого Кавказского хребта в Предкавказье стрекозы Orthetrum anceps (Бартенев, 1930). На присутствие закавказских видов в Предкавказье в свое время указывал Н. Сатунин для млекопитающих (цитировано по Шарпу, 1918); в последние годы мы опубликовали ряд таких случаев у стрекоз Orthetrum anceps, Sympetrum striolatum (Бартенев, 1930), Platycnemis insularis (последний прерывчато распространен на Балканском полуострове и в Предкавказье (Бартенев, 1930 а). Только теперь в свете нашей теории южнопонтийских видов локальные нахождения в Предкавказье закавказских видов перестают быть загадкой, и находят естественное объяснение. Вероятно возможность такого сохранения закавказских видов к северу от Кавказских гор облегчалась тем, что водораздельный Кавказский хребет является самым южным из хребтов Главной Кавказской горной цепи, так что усилившиеся в эпохи оледенений ледники должны были занимать в первую очередь южные (и центральные) хребты последней, (а не северные) и не северные предгорья. где и могли поэтому оказаться отдельные укромные места, удобные для выживания в ледниковую эпоху некоторых южных видов. Lacerta viridis дала такой северокавказский реликт в виде особой формы Lacerta boemica (Бартенев. 1936 б). В послеледниковый период некоторые из сохранившихся

в Предкавказье южнопонтийских видов вновь стали продвигаться там к северу, и таким образом в их современном предкавказском распространении можно отличать два наслоения: 1) древние послеледниковые и 2) как бы наложенные на них новые послеледниковые. Такой случай мы описали у Sympetrum striolatum (Бартенев, 1930), но опять-таки полную ясность он приобретает только теперь.

Итак, руководящими местонахождениями южнопонтийских видов являются: 1) юг Крыма (чаще при отсутствии в северной его части), 2) Черноморское побережье Кавказа и 3) южная часть (чаще Западного) Предкавказья. Во всех этих пунктах южнопонтийские виды как правило находятся на стадиях убывания (только что было упомянуто исключение отсюда) и постепенного вымирания; поэтому понятно, что в наши дни далеко не все наши виды сохранились во всех этих пунктах. А именно присутствуют:

1. а) в Крыму, б) на Черноморском побережье и в) в Предкавказье	15	видов,	т. е.	30,6%
2. б) на Черноморском побережье и в) в Предкавказье	10	»	»	20,4%
3. Только б) на Черноморском побережье	9	»	»	18,4%
4. а) в Крыму и б) на Черноморском побережье	3	»	»	6,1%
5. Только а) в Крыму	2	»	»	4,1%
6. Только в) в Предкавказье	1	»	»	2,0%
7. а) в Крыму и в) в Предкавказье	0	»	»	0,0%
8. Отсутствуют во всех трех пунктах	9	»	»	18,4%
	49	видов,	т. е.	100,0%

Итак, особо частым оказывается присутствие южнопонтийских видов на Черноморском побережье Кавказа (39,5 + 18,4, 4 + 6, 1 = = 85,5%), много менее частым в Предкавказье (30, 6 + 20, 4 + 20 = = 53,9%) и в Крыму (30,6 + 6,1 + 4,1 = 40,8%). Процент нахождения южнопонтийских видов сразу во всех трех пунктах (30,6%) больше, чем во всех других комбинациях этих пунктов (от 18,4 до 0,0%).

По вертикальному распространению южнопонтийские виды относятся преимущественно к низменной и к средней зонам (Бартенев, 1930 б); видов специально горной зоны здесь нет. Это и понятно; здесь имеются в сущности три группы видов: а) доледниковые реликты, пережившие ледниковый период в наиболее укромных низменных местах и долинах древнего эгейского очага и не заходящие высоко в горы (Euscorpicus italicus, Libellula fulva, Pyrrhosoma nymphula и др.), б) доледниковые реликты, пытавшиеся в ледниковую эпоху переходить по межледниковому типу к более северным условиям и приурочившиеся при этом к переходным условиям средней (горизонтальной) подобласти Палеарктики и к средней же вертикальной зоне по преимуществу (Sympetrum striolatum, Martes foina, Lacerta saxicola и др.); в) некоторые виды распространились в ледниковую эпоху широко и смогли в вертикальном направлении приурочиться ко всем зонам (Molge vulgaris, Molge cristatus и др.).

4. ОТРИЦАТЕЛЬНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ДРЕВНИХ ОЧАГОВ ЮЖНОПОНТИЙСКИХ ВИДОВ

В ледниковую и послеледниковую эпохи южнопонтийские виды должны были претерпеть очень сильные и различные изменения в их ареалах. Поэтому в настоящее время к южнопонтийским нужно относить виды очень различного распространения. Однако эти изменения можно свести к немногим типам.

Среди изменений древних очагов южнопонтийских видов были: а) отрицательные и б) положительные. Во многих случаях имели ме-

сто комбинированные изменения, когда уменьшение очага в одной его части компенсировалось (одновременным или не совсем одновременным) увеличением в другой.

В общем древние очаги южнопонтийских видов уменьшаются в настоящую эпоху, и потому для них особенно характерны отрицательные изменения. Начальные стадии этого процесса были обусловлены повидимому разделением древней эгейской суши, например отделением Крыма от Малой Азии и т. п., и внедрением моря в область этой суши. Следующим этапом является уменьшение очага даже в пределах сохранившихся обломков этой суши, т. е. там, где суша сохранилась до настоящего времени. Уменьшение очага шло 1) с какого-нибудь конца или вообще с его периферии, или 2) путем исчезновения вида местами в отдельных частях внутри очага, т. е. процесс вел к локальному распространению и далее к прерывчатому с сохранением вида прежде всего в руководящих странах (в пределах древнего очага); в дальнейшем вымирание могло коснуться конечно и некоторых из последних. Последний тип уменьшения очага обусловлен очевидно сложностью физико-географического расчленения Передней Азии (и бывшей эгейской суши), что способствовало превращению древних сплошных видов в каждом остаточном изолированном местонахождении modi isolationis в самостоятельную местную форму, т. е. к расчленению прежде единого вида на ряд викариирующих форм, к образованию Arten и Dassenkreise (Ренш — Rensch, 1929). Так например образовались виды Gymnodactylus daniiewskii, kotschyi, Lacerta boemica, colchica, plicata и т. д.

Из 67 видов, входящих в состав южнопонтийских Artenkreise:

а) Древний очаг не показывает вообще признаков уменьшения	у 15 видов		22,4%
б) Древний очаг на первых стадиях уменьшения (вид исчез в какой-нибудь одной части очага)	» 8	»	11,9%
в) Древний очаг сильно разбит на отдельные осколки	» 23	»	34,3%
г) Древний очаг сохранился только в виде исключительно узкого ареала	» 21	»	31,4%
	У 67 видов		100 %

Итак, древний очаг претерпел разные степени уменьшения у $11{,}9 + 34{,}3 + 31{,}4 = 77{,}6\%$ южнопонтийских видов, а резко разбился на осколки у $34{,}3 + 31{,}4 = 65{,}7\%$ видов. Все эти отрицательные изменения очагов имели причины 1) в разрушении эгейской суши и 2) в пагубном влиянии ледникового периода; итак, это все процессы, имевшие причины и происшедшие перед доледниковым и в ледниковый периоды.

5. ПОЛОЖИТЕЛЬНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ДРЕВНИХ ОЧАГОВ ЮЖНОПОНТИЙСКИХ ВИДОВ

Для южнопонтийских видов не менее типичны и некоторые положительные изменения ареала; но они являются обычно молодыми, послеледниковыми или современными и касаются не древнего очага, а нового ареала; о них речь будет ниже. Но происходили ли положительные изменения древних очагов южнопонтийских видов в доледниковую и ледниковую эпохи? Такой вопрос нам приходится решать несколько проблематично.

Во всяком случае известно, что часть южнопонтийских видов распространена теперь по югу Европы до Атлантического океана, причем некоторые такие виды в Юго-западной Европе даже гораздо многочисленнее, чем в пределах бывшей эгейской суши. Над объяснением таких случаев еще предстоит поработать. Но уже теперь есть

основания предполагать, что часть таких видов имела отношение к эгейской фауне и что удлинение их очага по югу Европы до Атлантического океана есть явление вторичное. Можно предполагать, что такое удлинение очага относится к ледниковой эпохе, что соответствующая востоко-юго-западная миграция была в то время тоже результатом неблагоприятного воздействия ледникового периода, что последний вызвал и в средней подобласти Палеарктики тягу видов к местам с более мягким климатом при общем его ухудшении, и эта тяга здесь могла вылиться именно в востоко-юго-западную миграцию. Так это или нет, покажут будущие исследования, мы же пока примем предварительную гипотезу, что такая миграция действительно существовала. Во всяком случае из 49 южнопонтийских Arten- и Rassenkreise 25, т. е. 21,1%, доходят по югу Европы до Атлантического океана, а до Италии и Альп 35 видов, т. е. 71,4%. Таким образом мы предполагаем, что у части южнопонтийских видов имели место ледниковой давности положительные изменения древнего очага, т. е. что среди этих видов существовали тогда не только убывающие, но и достаточно активные, сильные, расселявшиеся.

В некоторых случаях такое удлинение древнего очага на запад сопровождалось возникновением восточно-западной парности, очевидно modu movendi с более консервативным восточным компонентом и с границей между компонентами где-нибудь между Передней Азией и югом Европы (например деление Lacerta viridis на западные и юго-восточные разновидности).

Удлинение очагов южнопонтийских видов на запад иногда комбинируется с одновременным уменьшением (того или иного типа) его в Передней Азии, и в таких случаях может происходить фактически не изменение размеров ареала, а простое перемещение последнего с востока на запад.

Итак, изменения древнего эгейского очага южнопонтийских видов могут быть сведены к трем основным типам: 1) отрицательные изменения, уменьшение или разбивание очага на части, убывание, расчленение и вымирание соответствующих видов; 2) смешанные изменения, увеличение или удлинение очага на запад (по югу Европы) при уменьшении или исчезновении его в пределах бывшей эгейской суши; фактически перемещение вида с востока на запад и 3) положительные изменения, рост очага на запад с сохранением в почти полном объеме в области древней эгейской суши; виды сильные, побеждавшие. Все эти три типа изменений — ледниковой (отчасти предледниковой) давности.

6. ОБРАЗОВАНИЕ СЕВЕРО-ВОСТОЧНОГО ЯЗЫКА ЮЖНОПОНТИЙСКИХ ВИДОВ

В противоположность всем изменениям древнего очага, которые имеют доледниковую или ледниковую древность, все процессы образования языков южнопонтийских видов — более молодые, а именно — межледниковых, послеледниковой эпох и современного периода. Как известно (Бартенев, 1933), наши южные виды получали в меж- и послеледниковую эпохи тягу вслед за отступившими ледниками к северу. Эта тяга у крупных и у активно распространяющихся форм (например крупные млекопитающие) может происходить сплошным фронтом, а у менее активных движение к северу часто идет отдельными языками (Бартенев, 1933). Особенно типичным в нашей фауне является образование так называемого северо-восточного языка, который начинается в Юго-западной Европе и идет оттуда в Северо-восточную Европу, в Сибирь. Иногда тяга к северу имеет два максимума: тогда образуются два самостоятельных языка: 1) се-

веро-восточный (уже описанный, из Юго-западной Европы на северо-восток) и 2) северный (из Юго-восточной Европы и Передней Азии к северу), а между языками может оставаться впадина, вогнутость северной границы ареала к югу.

Все это как частный, но очень типичный случай относится к сильным из понтийских видов; а образование только одного северо-восточного языка типично для сильных именно южнопонтийских видов. Так как такой язык начинается обычно в Западной Европе, понятно, что он может развиться только у тех южнопонтийских видов, которые водятся в Западной Европе, у которых древний очаг или передвинулся или удлинился на запад (безразлично при сохранении или с ликвидацией древнего очага в области бывшей эгейской суши), т. е. у тех, которые относятся по истории очага к смешанному или положительному типу.

Итак, образование северо-восточного языка есть выражение меж- и послеледниковой тяги видов к северу. Понятно, что начинающийся в Западной Европе язык по чисто географическим причинам из строго северного скоро должен отклоняться и превращаться в северо восточный.

Таким образом в истории ареалов соответствующих южнопонтийских видов мы констатируем две разные следующие одна за другой стадии: 1) более древнюю, доледниковое или ледниковое движение очага с востока на запад (из Передней Азии в Западную Европу), и 2) более молодую, меж- и послеледниковое образование северо-восточного языка. Очевидно переход первой из этих стадий во вторую должен быть связан с резким изменением направления движения из западного на северо-восточное, т. е. движение должно было резко, под острым углом повернуть своим западным концом (в Юго-западной Европе) сначала к северу, а дальше к северо-востоку и превратиться таким образом из миграции одного направления в другую; прежняя миграция на запад и новая на северо-восток представляют вместе картину двух полос, сходящихся в Западной Европе под острым углом, упирающимся в Атлантический океан. На новом этапе ареал южнопонтийских видов состоит таким образом уже из разных частей: 1) древнего (доледникового и ледникового) очага (южная полоса ареала) и 2) молодого (меж- или послеледникового) северо-восточного языка (северная полоса ареала).

При этом принципиальное значение в зоогеографии получает не столько размер (ширина и длина) северо-восточного языка, сколько наличие такового. Следовательно не важно, распространился ли южнопонтийский вид до Великого океана или он успел дойти только до Урала; важно то, что вид в современную эпоху двигается северо-восточным языком к северо-востоку. Мы делаем здесь ударение не на статику ареала (как делали прежде), а на его динамику, на его движение и пытаемся схватить ареал в его становлении. Только при таком подходе возможно понять современную зоогеографическую картину любой фауны и провести более глубокий анализ последней.

Наличие северо-восточного языка — явление очень характерное и заметное для видов нашей фауны; оно характерно не только для одних южнопонтийских видов. Можно сказать, что явление северо-восточного языка (т. е. юго-западной миграции) вместе с восточной миграцией (из Сибири) представляет основной фон нашей современной послеледниковой фауны Европейской части СССР (Бартенев, 1933).

Северо-восточный язык может достигнуть самого различного развития как в длину, так и в ширину; в длину он может доходить до

любого пункта, начиная от Польши и кончая Сахалином (и вероятно Северной Америкой), и длина его является очевидно функцией не столько его древности, сколько скорости миграции данного вида. Ширина языка и широтное его положение могут тоже сильно варировать. В этом последнем отношении нужны еще доисследования. Повидимому здесь могут существовать по крайней мере следующие 4 случая: язык может занимать 1) всю северную подобласть Палеарктики к югу примерно до б. Харьковской и Оренбургской губ.; 2) переходную зону между северной и средней подобластями, на юг приблизительно до Бессарабии, б. Пятигорской, Саратовской и Оренбургской губ.; 3) ту же переходную зону на севере до б. Московской или Ярославской губ., а на юге до северных берегов Черного моря; 4) почти всю ширину Европейской части СССР с севера на юг. В Азии он может занимать или всю Сибирь или только ее южную полосу, или захватывать вместе с тем и север Казакстана. Повидимому язык может итти и наискось с юго-запада на северо-восток, так что диагональю пересекать европейскую часть СССР и Сибирь, располагаясь в первой еще в пределах переходной зоны к средней подобласти, а в Сибири — в северной подобласти.

Итак, образование северо-восточного языка у южнопонтийских видов и по эпохе и по причинам представляет самостоятельное явление по отношению к изменениям древнего их очага. Но эти явления сопряжены между собой в том отношении, что образование этого языка может иметь место только у тех южнопонтийских видов, которые водятся (или водились) в Западной Европе (так как оттуда идет образование языка), т. е. у которых имело место удлинение очага на запад (по Южной Европе) или передвижение его в этом направлении. Значит крайний западный участок очага должен служить (говоря исторически) обязательным связующим звеном между древним эгейско-азиатским очагом и молодым северо-восточным языком южнопонтийских видов.

Эта стадия развития ареала южнопонтийских видов принципиально интересна тем, что, в сущности говоря, здесь ареал состоит из двух качественно различных частей: 1) южная полоса, т. е. древний очаг, и 2) северная полоса, т. е. молодой язык. Различия этих частей ареала сводятся прежде всего к тому, что южная полоса занята по истории и habitus формами более южного характера, а в северной полосе живут части этих же видов, уже приспособившиеся к более умеренным или даже к северным условиям существования. Это наиболее интересный момент — приурочивание как правило разных частей одного и того же вида в разных местах к различным условиям жизни. Далее различны тенденции современных изменений южной и северной полос вида; именно, северная полоса имеет обычно современную тенденцию к дальнейшему росту, а южная (даже у сильных видов) — к убыванию или даже к ликвидации. Таким образом здесь мы наблюдаем определенную противоположность в состоянии и тенденциях изменения разных частей одного и того же вида, и эта противоположность является здесь правилом, типичным моментом современной эпохи.

Отсюда ясны тенденции и будущих изменений ареалов таких видов. Очевидно северо-восточный язык у них будет продолжать расти к северо-востоку, а древний очаг (южная полоса) может иметь тенденцию уменьшаться и даже доходить до полного исчезновения. Вот эти два одновременно идущие процесса, удлинение северо-восточного языка и уменьшение древнего южного очага, в своей совокупности ведут к превращению бывших более южных видов (их ареал прежде

ограничивался их древним южным очагом) в более северные [их ареал может ограничиться в будущем или даже в современную эпоху одним только молодым более северным (по положению североточным) языком]. Таким образом здесь можно проследить шаг за шагом все стадии перехода более южных видов в более северные; оказывается, что это продвижение идет у южнопонтийских видов не прямо с юга на север, а через запад (прежде на запад, а уже оттуда вторично на север и к востоку); это принципиально очень интересно. Итак, часть современных фактически почти северных видов Палеарктики, с югом в настоящее время вовсе не связанных, сказывается по своему происхождению более южными, именно южнопонтийскими видами. Остается выяснить, насколько былой южный характер таких видов достаточно проявляется еще в их современной биологии. Здесь мы видим великолепный пример, как мало может дать формальное сходство между собой современных ареалов видов, а ведь на констатировании такого сходства до сих пор базировалась вся зоогеография. Знакомство же с тенденциями изменения ареалов позволяет провести более глубокий зоогеографический анализ последних. При этом виды, имеющие совсем различное распространение (только южная полоса, древний очаг южнопонтийских видов; или только северная полоса, молодой северо-восточный их язык), могут оказаться зоогеографически вполне сходными между собой; то же самое касается видов, неодинаково далеко идущих на восток в Сибирь; наоборот, виды с одинаковым ареалом (например север Палеарктики) могут оказаться совершенно различными зоогеографически (одни действительно северные виды, а другие — южнопонтийские, т. е. виды средней подобласти).

7. СТАДИИ ИЗМЕНЕНИЯ АРЕАЛОВ ЮЖНОПОНТИЙСКИХ ВИДОВ

В результате всю цепь типичных стадий изменений ареалов южнопонтийских видов можно свести к определенной схеме. Все стадии ее — в сущности последовательные ступени единого процесса; но так как разные виды животных эволюционируют в своем распространении с разной скоростью, все перечисляемые ниже стадии имеют своих представителей в современной фауне, не исключая и самых первых, казалось бы самых далеких по древности от современного момента стадий.

1. Стадия древнего эгейского очага (эгейская стадия); очаг сохраняется приблизительно в пределах бывшей эгейской суши; удлинения его на запад и северо-восточного языка нет. Примеры: Lacerta praticola + colchica + plicata (сложный Artenkreis), Zamenis dahlii, Contia modesta, Elaphe hohenackeri, Tarbophys, Rana macrocnemis, Erinaceus concolor и др.

2. Стадия раздробленного эгейского очага; очаг в пределах бывшей эгейской суши, раздроблен на отдельные изолированные самостоятельные участки; удлинения очага на запад и северо-восточного языка нет. Sorex raddei, Crocidura lasia, Gymnodactylus danilewskii + kotschyi + colchicus (прерывчатый Artenkreis), Clemmys caspica, Testudo ibera + graeca + marginata (прерывчатый Artenkreis). Typhlops vermicularis и др.

3. Стадия южной полосы (средиземноморская стадия); очаг удлинился на запад без уменьшения древней эгейской (восточной) своей части; северо-восточного языка нет. Talpa europaea, Crocidura russula, Barbastella barbastella, Rhynolophus euryale + mehelii, Myotis emarginatus, Blanius (Artenkreis из 3 видов), Ablepharus pannonicus. Lacerta saxicola + derjugini + taurica + muralis (сложный Artenkreis).

Elaphe leopardina, Elaphe longissima, Coelopeltis monspessulana, Coluber ammodytes+aspis+latastei (Artenkreis), Pelodytes caucasica+punctata, Euscorius italicus и др.

4. Юго-западная стадия; у удлинившегося на запад древнего очага атрофируется самая древняя, восточная, эгейская часть: северо-восточного языка нет. Фактически виды распространены только в Западной или Юго-западной Европе; но иногда реликтовые нахождения встречаются и восточнее (например в Западном Закавказье). Rana dalmatina, Agrion scitulum, Agrion mercuriale, Agrion lindenii и др. По внешности ареал напоминает лузитанские виды.

5. Стадия развилка, или двойственность ареала, или северо-восточного языка, или южной и северной полос; древний очаг в виде сплошной южной полосы; молодой язык имеется, стадия его развития безразлична. Фактически двойственный ареал: сохранилась его южная часть и образовалась северная. Sorex araneus, Sorex minutus, Neomys fodiens, Crocidura leucodon, Meles meles, Martes foina, Anguis fragilis, Lacerta viridis, Zamenis gemonensis, Rana temporaria+macrocnemis (Artenkreis), Bufo bufo, Hyla arborea, Molge cristatus, Molge vulgaris и др.

6. Прерывчатая стадия развилка северо-восточного языка или южной и северной полос; ликвидировался западный конец древнего очага (южной полосы), т. е. стык между южной и северной полосами, между древним эгейским очагом и молодым северо-восточным языком; получилось любопытное прерывчатое распространение вида 1) в пределах древней эгейской суши (очаг) и 2) к северу от него (язык).

7. Прерывчатая стадия развилка с раздробленным эгейским очагом. Как п едыдущая, но сохранившийся эгейский очаг не сплошной, а раздроблен на самостоятельные части.

8. Стадия западно-северной или полной северной полосы; древний эгейский очаг ликвидирован; сохранился его западный удлинившийся конец, продолжающийся непосредственно в северную полосу северо-восточного языка. Фактически почти полное превращен е в северный вид. Часть примеров, приводимых для следующей стадии, вероятно относится скорее к настоящей.

9. Стадия северной полосы, или отмершего очага; древний удлинившийся в свое время на запад очаг ликвидировался во всех своих частях; сохраняется только северная полоса северо-восточного языка. Южнопонтийский вид фактически целиком перешел на север, превратился в более северный вид: Talpa europaea, Erinaceus europaeus, Myotis daubentonii, Rana temporaria, Rana arvalis, Lacerta vivipara, Coluber berus и др. Повидимому характерна прямолинейность южной границы таких видов в Восточной Европе; например у Rana temporaria: Днепропетровск, Новочеркасск, б. Оренбургская губ ; у Rana arvalis: Таганрог, б. Саратовская губ.; у Bufo bufo. б. Херсонская, б. Харьковская, б. Воронежская губ.; у Coluber berus: б. Подольская, б. Киевская, б. Воронежская, б. Оренбургская губ.

8. ХАРАКТЕРНЫЕ ЗООГЕОГРАФИЧЕСКИЕ МОМЕНТЫ, СВЯЗАННЫЕ С РАЗВИТИЕМ СЕВЕРО-ВОСТОЧНОГО ЯЗЫКА ЮЖНОПОНТИЙСКИХ ВИДОВ

Прежде всего здесь характерно явление клина в Юго-восточной Европе. Оно состоит в том, что между северной границей древнего очага (которая проходит обычно по Главному Кавказскому хребту или по югу Предкавказья) и южной границей молодого северо-восточного языка, т. е. между сходящимися под углом очагом и языком, между северной и южной полосой ареала, остается некоторый клин, пространство, характерное отсутствием южнопонтийских видов; этот клин на западе (где-нибудь на Украине) действительно суживается

и наконец исчезает, выклинивается острым углом, а на востоке, к Каспийскому морю и к Уральскому хребту, расширяется. Примерные, более обычные границы клина идут от Оренбургского края к среднему течению Днепра, а отсюда к Южному Предкавказью. Явление клина создает картину кажущейся прерывчатости распространения вида с севера на юг, например по линии Рязань — Орджоникидзе (б. Владикавказ). Действительно соответствующие южнопонтийские виды водятся в средней полосе Европейской части СССР, например до Воронежа или до какого-нибудь пункта б. Донской области, к югу далее исчезают, чтобы вновь появиться в Южном Предкавказье. Это явление, которое мы называем клином, уже констатировано авторами раньше (например А. Браунером), но естественное объяснение оно получает только теперь. Приведем здесь список видов (из проработанных нами групп животных), обладающих типичным юго-восточным клином с указанием приблизительных границ последнего (в порядке пунктов: северо-восточный, крайне-западный, юго-восточный):

1. Sorex araneus; клин между Оренбургом, Крымом, Кубанью.

2. Sorex minutus; Оренбург, север б. Донской области, северо-западные предгорья Кавказского хребта.

3. Neomys fodiens; б. Акмолинская область, б. Гродненская губ., северо-западные предгорья Кавказского хребта.

4. Crocidura leucodon; б. Донская область, Крым, Главный Кавказский хребет.

5. Pipistrellus nathusii; б. Уральская область, Днепропетровск, Закавказье (вид южной подобласти, а не южнопонтийской).

6. Meles meles; б. Воронежская, б. Херсонская губ., Крым, Предкавказье.

7. Martes foina; б. Воронежская губ., Крым, Предкавказье.

8. Zamenis gemonensis; Азовское море, юг П едкавказья.

9. Anguis fragilis; Оренбург, низовья р. Днепра, Краснодар, Минеральные воды.

10. Bufo bufo; б. Воронежская, Харьковская, Херсонская губ., Крым, северо-западные предгорья Кавказского хребта.

11. Hyla arborea; низовья р. Дона, Кубань.

12. Molge cristatus; Оренбург, б. Саратовская, Каменец-Подольская губ., Крым, Майкоп в Предказказье.

13. Molge vulgaris; Средний Урал, б. Саратовская, Каменец-Подольская, Бессарабская губ., Западное Предкавказье.

Аналогичный клин имеется у кругопонтийской Coronella austriaca, но здесь он занимает несколько иное положение (Скандинавия, северные уезды б. Черниговской губ. и б. Малмыжского уезда Вятской губ.). Наконец клин имеется и у некоторых северопонтийских видов (см. ниже). Это показывает, насколько в нашей фауне явление юго-восточного клина распространено. Для образования его требуется только наличие у видов 1) более южного ареала и 2) северо-восточного языка. Таким образом явление клина является обычно следствием образования северо-восточного языка; следовательно клина не может быть у видов, распространяющихся к северу широким фронтом, например у стрекоз. Явление клина говорит о том, что факт прерывчатого распространения вида необязательно подразумевает прежнее сплошное его обитание непременно по кратчайшему расстоянию между этими пунктами, как это считалось до сих пор. Соединение это могло итти совсем не по кратчайшему расстоянию, так что отсутствие вида между двумя пунктами может быть явлением не только вторичным, но и первичным. Этот пример вновь подтверждает, как много дает в зоогеографии анализ динамики ареалов видов по сравнению с прежним статистическим и формальным отношением к ним.

Следующим характерным явлением будет прямолинейность южной границы северо-восточного языка. Несмотря на то, что Европейская часть СССР имеет к югу два материковых выступа (Крым, Предкавказье), северо-восточные языки не дают соответствующих загибов к югу, а их южная граница идет прямолинейно на восток или северо-восток, т. е. не следует естественным географическим неправильностям страны.

9. ТИПЫ ПАРНОСТЕЙ У ЮЖНОПОНТИЙСКИХ ВИДОВ

История южнопонтийских видов настолько типична, что по ней можно предсказать главные типы парностей этих последних. И эти предсказания вполне оправдываются на фактах.

1. Раздробление древнего очага видов в пределах бывшей эгейской суши в стране с черезвычайно сложным географическим расчленением (Бартенев, 1933а) должно было повести прежде к прерывчатому распространению видов, а потом к образованию Rassen- и Artenkreise, а то и новых видов modu isolationis, особенно руководящие пункты очагов южнопонтийских видов должны характеризоваться наличием изолированных с исключительно малой площадью обитания эндемиков. Возраст парностей — плиоцен и начало ледниковой эпохи. Примеры: Artenkreis Gymnodactylus colchicus с соседними видами; Artenkreis Lacerta saxicola с соседними видами и т. п.

2. Удлинение древнего очага на запад и оформление южной полосы ареала могло повести к парности востоко-западной, modu movendi, ледниковой древности, с более консервативным восточным компонентом, с границей где-нибудь в области Балканского полуострова. Вероятно сюда относится востоко-западное расчленение вида Lacerta viridis.

3. Образование северо-восточного языка могло повести к западно-восточной парности modu movendi меж- и послеледниковой древности, как результат движения более восточных частей вида (язык) при неподвижности западных (очаг), с более консервативным западным компонентом и с границей между компонентами где-нибудь в районе полосы Ленинград — река Днепр (Бартенев, 1932а). Таковы парности у Talpa europaea altaica, Erinareus europaeus, Neomys fodiens, Crocidura suaveolens, Myotis dasycneme, Myotis daubentonii, Nyctalus noctula, Martes foina, Lacerta agilis, Rana esculenta, Hyla arborea. Впрочем некоторые из этих видов не являются южнопонтийскими, но аналогичны им в данном отношении.

4. Характерная двойственность ареала вида на стадии северо-восточного языка или развилка тоже естественно могла вести к юго-северной парности modu movendi меж- и послеледникового возраста, с более консервативным южным компонентом. Пока трудно решить, отличается ли принципиально этот тип парности от предыдущего, т. е. образовался ли он тоже путем северо-восточного языка, или может быть — это следствие передвижения на север сплошным фронтом (а следовательно соответствующие виды не относятся ли к кругопонтийским). Примеры: Natrix tesselatus и natrix, Lacerta praticola muralis, derjugini и vivipara.

Наконец, как южнопонтийские, могут вести себя подчас такие виды средней подобласти Палеарктики, которые являются западными компонентами типичной восточно-западной прерывчатой парности средней подобласти (Бартенев, 1932а, 1933), когда более консервативный компонент живет на Дальнем Востоке, а более молодой — в Европе, с большим перерывом между ними, например Hyla arborea и др.

Пока можно наметить только эти четыре главные типа парностей южнопонтийских видов, остальные типы еще ждут своего выяснения.

Явление южнопонтийских видов с северо-восточными языками представляет типичную черту юго-западной послеледниковой миграции (Бертенев, 1933) и играет значительную роль в образовании основного фона нашей русской фауны.

10. КРУГОПОНТИЙСКИЕ ВИДЫ

Кругопонтийскими мы называем те из эгейских видов, которые идут в наше время к северу не одним северо-восточным языком, а по крайней мере двумя (северо-восточный из Западной Европы и северный из Юго-восточной Европы и Передней Азии) или даже сплошным фронтом. Значит между южно- и круглопонтийскими видами различие не принципиальное, а скорее количественное, в силу меж- и послеледниковой тяги к северу. Очевидно к кругопонтийским относятся наиболее сильные, жизненные, активные (в современную эпоху) из эгейских видов. Но количество здесь переходит в качество. Действительно два языка или общий фронт — это уже новое качество по сравнению с одним северо-восточным языком, настолько новое качество, что этот тип движения к северу свойственен иным группам животных, чем движение языком. Итак, южно- и кругопонтийские виды общего происхождения (эгейская фауна), но различного в настоящую эпоху зоогеографического характера.

Проработанные нами группы животных изобилуют южнопонтийскими, но бедны кругопонтийскими видами (из 49 всего 4 вида). Отсюда эта последняя группа требует доработки на других группах животных (например крупные млекопитающие и др.).

Пока же о кругопонтийских видах можно сказать следующее. Они как более активные по сравнению с южнопонтийскими видами имеют обычно более значительный ареал. Так, помимо типичных стран древней эгейской суши большая часть их занимает Северную Африку, Туркестан (75%), все Закавказье (100%) и весь Крым (75—100%). Большинство их поднимается высоко в горы (по крайней мере до 2000 м; Bufo viridis на Памире даже до 3980 м). Однако ни один вид восточнее Средней Азии не идет. На западе 75% видов доходят до Атлантического океана.

Итак, норма современного распространения очага кругопонтийских видов с востока на запад приблизительно соответствует максимуму такого же протяжения южнопонтийских. Южные границы круго- и южнопонтийских видов мы сравнению не подвергаем. Более сильная тяга кругопонтийских видов на север сказывается в сплошном распространении их по Северному Кавказу, по всему Крыму и в присутствии в прилегающих южнорусских степях. Таким образом в отличие от южнопонтийских видов кругопонтийские вполне замыкают Черное море с севера, т. е. окружают его со всех сторон сплошным кольцом. Отсюда и название их «кругопонтийские» виды. Более северные нахождения видов (к северу от обычной северной границы южнопонтийских) отражают современную тягу их к северу и являются таким образом меж- или послеледниковыми. Конечно здесь возможны и отдельные реликтовые нахождения (аналогично южнопонтийским), причем в таких случаях очевидно новые нахождения должны накладываться на старые.

Изменения ареалов кругопонтийских видов повидимому много проще, чем южнопонтийских. Здесь мы имеем дело с сильными, активными видами и изменения их ареалов бывают главным образом положительные; фактически последние сводятся даже не к перемещению всей площади ареала к северу, а только к увеличению ее в этом направлении. Характерных для южнопонтийских видов отрицательных изменений древнего очага здесь обычно не бывает. А в связи

с этим здесь нет характерных для первых сопровождающих зоогеографических явлений. Так, у кругопонтийских видов юго-восточный клин с отсутствием вида может быть только в том случае, если движение к северу идет двумя друг от друга изолированными языками, а не сплошным фронтом; в таком случае между западом и востоком образуется некоторый выгиб (дуга) северной границы вида (выпуклостью) к югу, дуга, определяющая тот участок ареала, где отсутствуют языки. Такая дуга у Coronella austriaca идет от Скандинавии к северным уездам б. Черниговской губ. и к б. Малмыжскому уезду Вятской губ.

Далее здесь виды остаются по характеру южными с распространением далеко на север, но настоящего превращения в северные виды (как у южнопонтийских видов) здесь не бывает. Движение здесь идет прежде всего больше к северу, чем к северо-востоку, поэтому северо-восточный язык здесь идет обычно не далее Зауралья, и ни в одном случае не доходит до Великого океана (впрочем этот пункт нужно проверить на бо́льшем материале).

Что касается явления парности, то вполне естественно, что у активных кругопонтийских видов дробления modu isolationis в пределах древнего очага до стадии прерывчатого распространения или Artenkreise обычно не бывает. Другие же типы парности не изучены. Однако здесь возможны некоторые предположения: 1) повидимому одни эгейские виды стали южно-, а другие кругопонтийскими, т. е. разделение между ними произошло раньше эпохи образования современных парностей; в то же время ни южно-, ни кругопонтийские виды сами не расщеплялись на такие юго-северные пары, в которых один компонент стал бы аналогом южно-, а другой—кругопонтийского вида; 2) юго-северных парностей из двух (или нескольких) кругопонтийских видов тоже не предвидится; 3) в то же время возможны юго-северные пары внутри кругопонтийского вида, где южный компонент соответствует очагу, а северный — новым северным захватам ареала.

Специфические зоогеографические особенности кругопонтийских видов, как видов в современную эпоху активных делают их сходными вообще с группой широко распространенных видов, а последние, как известно, одни из самых трудных для зоогеографического анализа. Поэтому составить точный список всех кругопонтийских видов будет на первых порах делом трудным. Легче будет определить виды, распространяющиеся языками, а не сплошным фронтом. Из просмотренных нами групп животных удалось констатировать несколько кругопонтийских видов среди Amphibia и Reptilia, где движение идет языками, но не среди мелких Mammalia.

Итак, кругопонтийские виды или широко распространены уже теперь или кандитаты на широкое распространение (если это не изменяет воля человека). Видообразование здесь скорее тоже дело близкого будущего, чем ближайшего прошлого.

11. СЕВЕРОПОНТИЙСКИЕ ВИДЫ

Северопонтийские виды сходны с южно- и кругопонтийскими только в том, что 1) ареалы частично прилегают к Черному морю и 2) в их принадлежности к средней подобласти Палеарктики. Дальше идут только различия. Так, южно- и кругопонтийские виды охватывают Черное море прежде всего с востока (отчасти с запада) (только кругопонтийские виды могут вторично окружать его и с севера), а северопонтийские—именно с севера (и отчасти с запада), но не с юга и не с востока. Первые приурочены к югу от горной зоны Альпы—Кавказ, а северопонтийские—к северу от последней. Южно- и

кругопонтийские виды происходят из фауны древней эгейской суши, располагавшейся к югу от линии замкнутых Сарматовского, Венского и других бассейнов, а северопонтийские виды развились к северу от последних. Тем не менее северопонтийские виды относятся несомненно по своему происхождению к средней, а не к северной подобласти Палеарктики. За это говорит прежде всего их родовой состав; так, сюда относятся представители следующих, отсутствующих в северной подобласти родов: Pelobates, Bombina, Eremias, Elaphe, Desmana, Rhinolophus, Myotis и др.

Число северопонтийских видов в пределах обследованных нами групп позвоночных и беспозвоночных очень невелико, а именно (из 49):

Chiroptera, Insectivora и Carnivora	8 видов
Reptilia	4 »
Amphibia	2 »
Скорпионов	0 »
	14 видов

Для многих северопонтийских видов характерна локальность распространения, а самым типичным их ареалом являются степи от Венгрии на западе до Северного Кавказа на востоке. Выше мы привели и характеристику их ареала по Щелкановцеву (1929, стр. 16) (впрочем Закавказье у этого автора упомянуто напрасно). В б. Туркестане из наших 14 видов имеются только 6—7, т. е. 42,9—50%; западнее Венгрии идут 8 видов, т. е. 57,1%, а до Атлантического океана—только 3 вида, 21,4%. Вспомним, что среди южнопонтийских в б. Туркестане водится 8,2%, а до Атлантического океана доходит 51%.

Итак, северопонтийские виды чаще южнопонтийских заходят в б. Туркестан и много реже к Атлантическому океану, т. е. носят более восточный (восточноевропейский) характер. Особенно характерно для северопонтийских видов обычное недохождение их на западе до Атлантического океана.

Из отдельных черт распространения северопонтийских видов очень характерны и резко отличают их от южно- и кругопонтийских видов особенности их нахождения в Крыму:

В Крыму отсутствует	8 видов,	т. е.	57,9%
Водятся только в южной его части	0 »	»	0,0%
Водятся только в северной его части	3 »	»	21,4%
Водятся по всему Крыму	3 »	»	21,4%
	14 »	»	100%

Итак, процент отсутствия видов в Крыму (57,9%) сходен с южнопонтийскими видами (61,2%) и отличен от кругопонтийских (0,0%). В остальном картина распространения северопонтийских видов в Крыму прямо противоположна южнопонтийским. Последние, как мы знаем, типичны для южной горной части Крыма и только редко распространились вторично и в северную, степную; но не бывает случаев нахождения этих видов в последней части при отсутствии в южной, горной; северопонтийские виды заняли Крым, наоборот, с севера и потому распространены там только в северной, степной части без нахождения в южной или повсеместно; но не бывает нахождений северопонтийских видов только в южной, горной части Крыма при отсутствии в северной.

1. Сравним данные по Крыму и по всем трем группам понтийских видов

	Южнопонтийские		Кругопонтийские		Северопонтийские	
Водятся только в северной, степной части Крыма . .	0 видов;	0,0%	0 видов;	0,0%	3 вида;	50%
Водятся только в южной, горной части Крыма . . .	14 »	73,7%	0 »	0,0%	0 »	0,0%
Водятся повсеместно в Крыму	3 »	15,8%	0 »	0,0%	3 »	50,0%
Под знаком вопроса . . .	2 »	10,5%	0 »	0,0%	0 »	0,0%
Итого . . .	19 »	100,0%	4 »	100,0%	6 »	100,0%

Эти цыфры хорошо подтверждают наши выводы.

Далее очень характерно отсутствие северопонтийских видов на Черноморском побережье Кавказа (где водится не более 10,5% этих видов). Это отсутствие не менее характерно, чем присутствие там же южно- и кругопонтийских видов. Это связано очевидно с тем, что Черноморское побережье принадлежит к Закавказью, а северопонтийские виды свойственны странам к северу от горной зоны Альпы—Кавказ. Понятно, что северопонтийские виды в Закавказье водятся не часто, а в Предкавказье обычно водятся. По нашим очень неполным данным мы получаем здесь следующее:

Предкавказье

	Западное		Восточное	
	водятся	отсутствуют	водятся	отсутствуют
Mammalia	3 (37,5%)	5 (62,5%)	3 (37,5%)	5 (62,5%)
Reptilia	2 (50,0%)	2 (50,0%)	4 (100%)	0 (0,0%)
Amphibia	1 (50,5%)	1 (50,0%)	2 (100%)	0 (0,0%)
Всего . . .	8 (52,7%)	8 (57,3%)	9)64,3%)	5 (35,7%)

Закавказье

	Западное		Восточное	
	водятся	отсутствуют	водятся	отсутствуют
Mammalia	1 (12,5%)	7 (87,5%)	1 (12,5%)	7 (87,5%)
Reptilia	1 (25,0%)	3 (75,0%)	4 (100%)	0 (0,0%)
Amphibia	0 (0,0%)	2 (100,0%)	1)50,0%)	1 (50,0%)
Всего . . .	8 (10,5%)	12 (42,7%)	6 (42,7%)	8 (57,5%)

Значит процент нахождения видов уменьшается

	Всего	Mammalia	Reptilia	Amphibia
Восточное Предкавказье	64,3	37,5	100	100
Западное Предкавказье	42,7	37,5	50	50
Восточное Закавказье	42,7	12,5	100	50
Западное Закавказье	10,5	12,5	25	0

Итак, северопонтийские виды 1) чаще всего встречаются в Восточном Предкавказье и реже всего в Западном Закавказье; 2) в Западном Предкавказье и в Восточном Закавказье процент нахождений промежуточный. При этом у Mammalia процент нахождения в Западном Предкавказье больше, чем в Восточном Закавказье; у Amphibia этот процент одинаков, а у Reptilia процент в Западном Предкавказье меньше, чем в Восточном Закавказье. Все это понятно: 1) очевиден сравнительно восточный характер всей северопонтийской группы (нахождений в б. Туркестане около 50%; отсюда и на Кавказе северопонтийские виды преобладают на востоке, а не на западе; 2) понятна сравнительная редкость их в Закавказье, где это в большинстве случаев также реликтовые нахождения доледниковой древности, каковы предкавказские нахождения южнопонтийских видов; 3) ясно, почему в Восточном Закавказье этих реликтов больше, чем в Западном, и почему это особенно сильно у обитателей сухих мест—рептилий.

Для северопонтийских видов характерна в современную эпоху локальность распространения. Это в большинстве случаев убывающие виды; только отдельные из них настолько активны, что включаются теперь в типичное послеледниковое движение южных форм к северу. Последнее может проявляться двояко.

1. По типу сплошного фронта. В таких случаях положение их северной границы в Европейской части СССР сильно варьирует. Так, эта граница проходит:

По северному побережью Черного моря	у 3	видов, т. е.	21,4%
В области б. Харьковской, Орловской и Воронежской губ.	» 5	»	» 35,7%
В области б. Рязанской, Московской, Ярославской, Костромской губ	» 7	»	» 42,9%
Всего	14	»	» 100%

Итак, почти у половины северопонтийских видов (42,9%) северная граница ареала доходит до южной границы северной подобласти Палеарктики.

2. По типу северо-восточного языка (аналогично южнопонтийским видам). Из просмотренных нами групп таковой образуют:

Crocidura subveolens	до Великого океана
Lacerta agilis	» Байкала
Coluber renardi	» Алтая
Pelobates fuscus	» Тюмени
Bombina bombina	» Урала

Эти 5 случаев составляют 35,7% просмотренных северопонтийских видов; язык их обычно занимает (если идет в Азию) только южную часть Сибири.

Развитие северо-восточного языка у северопонтийских видов (подобно южнопонтийским) иногда сопровождается образованием клина на востоке Европы с отсутствием вида. Наличие клина нужно предполагать у следующих видов: Pelobates fuscus—Эмба, Таганрог, Ставрополь, Грозный; Bombina bombina — Челябинск, низовья реки Дона, Краснодар; Natrix tesselata—Оренбург, Азовское море, Майкоп, Минеральные воды, Терек, Ногайские степи.

Северопонтийские виды недостаточно сильны, чтобы давать много парностей. Вероятно в области древнего очага здесь найдутся случаи парности modu isolationis, ледниковой древности, типа дробления вида с образованием Artenkreise; хороший пример представляют повидимому некоторые роды Orthoptera saltatoria, где северопонтийская группа видов хорошо развита (Щелкановцев, 1909). Явление юго-северной парности встречается у северопонтийских видов только в 20—30%. Здесь пока обобщения делать рано. Для Putorius eversmani и Coluber renardi характерно, что другой компонент их пар живет севернее, чем соответствующий северопонтийский вид; не исключена вероятность, что и здесь северный компонент представляет первоначально северо-восточный язык северопонтийского вида; для указанных двух видов предполагать продвижение к северу сплошным фронтом мало оснований.

У Bombina bombina мы встречаемся со случаем типичной западно-восточной парности с границей между компонентами близ западной части СССР. Это напоминает опять-таки положение у южнопонтийских видов с более древним ареалом на западе и с молодым северо-восточным языком к востоку. Возможно, что такой случай представляет переходную стадию к юго-северной парности типа Coluber renardi—berus.

Elaphe quattuorlineata составляет с El. dione восточно-западную парность. Pelabotes fuscus является компонентом Artenkreis, другие сочлены которого относятся к южнопонтийскому типу и водятся в области эгейского очага (Передняя Азия и Юго-западная Европа); возможно, что Pelobates fuscus представляет северо-восточный язык этого южнопонтийского Artenkreis. Но в общем северо- и южнопонтийские виды—разного происхождения и не связаны поэтому в явлении парности; если наше предположение о такой связи относительно Pelobates fuscus оправдается, это будет означать, что этот вид по происхождению не северопонтийский и что только в дальнейшем он приобрел с ним внешнее сходство.

Во всяком случае у северопонтийских видов значительно выражены родственности на севере (как у Col. renardi), а не на юге. В случаях парности на севере нужно видеть в современном ареале северопонтийского вида (как и в других случаях) древний, доледниковый очаг, дающий позднее отпрыск на север; этот отпрыск и представляет северный компонент северопонтийского вида (по типу северо-восточного языка или сплошного фронта).

В результате всего приведенного историю северопонтийских видов можно грубо схематично представить себе следующим образом. Горообразовательные процессы (Альпы—Кавказ) перед ледниковым периодом вызвали разделение бывшей в этих местах третичной фауны на две группы: 1) виды, оставшиеся главным образом к югу от образовавшихся гор, и 2) к северу от них. Из первой группы возникли южно- и кругопонтийские виды, а из вторых — северопонтийские. Южно- и кругопонтийские виды легче пережили ледниковую эпоху, так как были защищены от севера горными хребтами (правда, частично они могли сохраниться и у северных склонов последних; см. выше). Теперешним северопонтийским видам (или их предкам) пришлось в ледниковую эпоху труднее. Эти виды по каким-то причинам

к новым условиям по ледниковому типу (Бартенев, 1932—1933) привыкать не стали, к северу не приспособились и попрежнему остались в пределах средней подобласти, к северу от гор. Но это стоило им дорого. Пришлось ютиться в эпохи оледенений в тяжелых условиях и выживать только локально в отдельных изолированных пунктах, прежде всего на островах, оставшихся свободными ото льда (Мензбир, 1882). Все это сильно потрепало северопонтийские виды и резко сбавило их жизненность. Отсюда — современная локальность многих из них и вероятно приуроченность прежде всего к островам Мензбира. Но некоторые виды позднее вновь усилились в своей жизненности и получили нормальную способность к увеличению своего ареала, что проявилось в их более позднем продвижении к северу (конечно в меж- и послеледниковую эпоху).

Итак, у северопонтийских видов мы встречаемся с наличием 1) отрицательных изменений древнего очага, что выражается: а) в сильной локальности внутри ареала, вероятно доходящей иногда до стадии прерывчатого распространения и до дробления и превращения в Artenkreise, и б) в зигзагообразной форме границ ареала; 2) иногда вместе с тем с наличием положительных изменений ареала, что (как и у других типов понтийских видов) касается прежде всего северной части ареала (образование языка). Сходство в этом пункте южно- и северопонтийских видов, различных по происхождению, наилучшим образом доказывает современность причин образования северо-восточного языка (у всяких типов видов) со всеми сопутствующими этому зоогеографическими явлениями. Причина аналогичных отрицательных изменений их древних очагов опять-таки одна и та же — воздействие ледниковой эпохи.

Итак, в южно- круго- и северопонтийских видах мы имеем пример групп различного происхождения, но аналогичной истории в самые последние эпохи.

12. СРАВНЕНИЕ ЮЖНО-, КРУГО- И СЕВЕРОПОНТИЙСКИХ ВИДОВ

Приведем итоги в виде следующей таблицы (в процентах):

Виды	Южнопонтийские	Кругопонтийские	Северопонтийские
Положение древнего очага относительно горной полосы Альпы—Кавказ	К югу	К югу	К северу
Доходят до б. Туркестана	8,2	75	42—50
Доходят до Атлантического океана	51,0	75	21,4
Водятся в Северной Африке	26,5	100	0,0
Водятся только в северной части Крыма	0 0	0	50,0
Водятся повсеместно в Крыму	15,8	100	50,0
Водятся только в южной части Крыма	73,7	0	0,0
Водятся по Черноморскому побережью	73,6	100	10,5
Водятся в Западном Закавказье	73,6	100	10,5
Водятся в Восточном Закавказье	61,2	100	42,7
Водятся в Западном Предкавказье	50,0	100	42,7
Водятся в Восточном Предкавказье	32,7	100	64,3
Образование северо-восточного языка	40,8	100 или сплошн. фронт	35,7
Образование юго-восточного клина	26,5	25,0	33,3
Преобладающее направление северо-восточного языка	На северо-восток	На север	На северо-восток

ЛИТЕРАТУРА

1. Бартенев А., Сборы стрекоз в Закавказье летом 1911 г., Раб. Лабор. зоол. каб. Варш. унив., 1912.—2. Id., Новые данные о стрекозах Закавказья, Персии и Туркестана, Русск. энт. обозр., XXIII, № 1—2, стр. 124—131, 1829.—3. Id., Материалы

к познанию Западного Кавказа в одонатологическом отношении, Труды Сев.-Кав. ассоц. Научно-исслед. инст., № 72, 930.—4. Id., Заметка о сборах стрекоз Северного Кавказа, Гидробиол. станц. в 928 г. в Кабарде и Балкарии, Раб. Сев.-кавказ. гидробиол. станц., III, вып. 1—3 стр. 85—86, 930а.—5. Id. Опыт биологической группировки стрекоз Европейской части СССР, ч сть I, Русский зоол. журн., X, вып. , стр 57—130, 930б.—6. Id., О некоторых основных принципах зоогеографии, Рус кий зоол. журн., 1932.—7 Id., Ueber einige der Typen von Arten- und Rassenkreisen in der Paläarktik, Zool. Anz., XCVII, H. 7-8, S. 235—238 193 a.—8. Id., Об основных принципах истории и строения палеарктической фауны Зоол. журн, XII, вып I и 3, 933.—9. Id., Zur Frage der Migrationstypen von Tieren in Vorderasi n, Zool. Anz., 1933а.—10. Id., Общая характеристика фауны. Amphibia Палеарктики (готова к печати) 1930б.—11. Берг Л., Рыбы Амура, Зап Акад. наук физ мат отд.), VII serie XXIV, № 9, 1909.—12. Id., Климаты геологического прошлого, Природа, VII, январь, стр. 3—28, 1918.—13. Бялыницкий-Бируля А., Скорпионы Кавказского края. Зап.-Кавк. муз.. серия А, № 5, 9 7.—14. Григорьев Б., Одонатологические заметки, I-III. Русск энт обозр., VI, № 3 4, стр. 205—207, 1906.—15. Мензбир М. Орнитологическая география Евр. России, Учен. записки Моск. унив., отд. биол, вып 2, 882—16. Needham, A manual of the Dragonflies of China, Zoologia Sinica, ser. A, II fasc., 930.—17. Никольский А, Пресмыкающиеся, II, в Фауне России, изд. Акад. наук, 1916.—18. Natur , № 27, стр 501 502, 93 .—19. Rensch B.. Das Prinzip geographischer Rassenkreise und das Problem der Artbildung, 9 9—20. Шарф, Европей кие животные 1918—21. Шелкановцев, К познанию фауны прямокрылых (Orthoptera saltatoria) Кавказа Изв. Варш. унив., стр. 1—70, 1909.

ÜBER DIE PONTISCHE FAUNA

A. Barteneff

Zusammenfassung

Es werden in der vorliegenden Arbeit charakteristische Merkmale der Süd-, Nord- und Zirkumpontischen Arten beschrieben.

Die Südpontischen Arten sind rings um das ganze Schwarze Meer ausser dem Norden verbreitet. Von ihrem alten Herde des ehemaligen Ägaischen Territoriums sind nur Bruchstücke zurückgeblieben. Bemerkenswerterweise findet man diese Arten in Transkaukasien, an der Kaukasischen Küste des Schwarzen Meeres, zuweilen auch im Nordkaukasus unweit der Kaukasischen Gebirgskette und im südlichen Teile der Krim. Das alte Verbreitungsgebiet dieser Arten konnte sich nach Westen bis zum Atlantischen Ozean erstreckt haben und von dort in der Zwischen- oder Nacheiszeit einen nordöstlichen Vorstoss nach Russland, nach Sibirien vollzogen haben. Das Gebiet zwischen dem alten Herde und dem neuen Vorstossgebiet, etwa zwischen Orenburg, dem Mittellaufe des Dniepr und Vorkaukasien bildet einen „Keil", innerhalb dessen es diese Arten nicht gibt.

Die Zirkumpontischen Arten gleichen den Südpontischen, gehen aber weiter nach Norden und verbreiten sich ringförmig um das Schwarze Meer.

Die Nordpontischen Arten sind nördlich der alpinen Zone des Kaukasus verbreitet Sie überdauert n die Eiszeit nördlich vom Schwarzen Meere. Die Mehrzahl dieser Arten zeigt eine deutliche Lokalisation ihrer Verbreiung. Diese Arten weisen einen m hr östlichen (osteuropäischen) Charaker auf und gelangen im Westen oft nicht bis zum Atlantischen Ozean.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XIV 1935 г. ВЫП. 4

ОПЫТЫ ПО ГИБРИДИЗАЦИИ ПТИЦ

II. НЕКОТОРЫЕ НАСЛЕДСТВЕННЫЕ ЯВЛЕНИЯ У ГИБРИДОВ МЕЖДУ CAIRINA MOSCHATA И ANAS PLATYRHYNCHA

И. И. Соколовская

Из лаборатории генетики Научно-исследовательского института зоологии Московского государственного университета

ВВЕДЕНИЕ

Известно, что Cairina moschata (мускусная утка)[1] довольно легко дает гибридов с другими видами. Чаще всего встречаются гибриды ее с Anas platyrhyncha (в литературе описано около 20 отдельных случаев). Эти гибриды получаются повсеместно, но мало описывались и изучались [Сюшете (Suchetet, 1890), Радде (Radde, 1884), Леверкюн (Leverkühn, 1890), Паллас (Pallas), Соннини (Sonnini)].

Поэтому возникает необходимость накопления возможно большего материала, который послужил бы основой для всестороннего и полного их изучения и дал бы возможность при соединении с материалом дальнейших исследований в этой области сделать определенные выводы о закономерностях наследования признаков у гибридов.

В сводке Сюшете (1890) приводится описание 14 таких гибридов. Согласно этим описаниям, которые однако довольно поверхностны, размеры гибридов описываются то как промежуточные, то как превышающие размеры исходных форм, напоминающие карликового гуся; окраска оперения описана как «промежуточная»: перья крыльев черные, грудь кирпично-коричневая, клюв желто-оранжевый, как и ноги.

Закрученные средние рулевые перья самцов, свойственные Anas platyrhyncha, отсутствуют, как и голая бородавчатая кожа на голове, характерная для Cairina moschata. Отмечается в некоторых описаниях лопатообразная форма хвоста. В одном описании отмечается наличие хохла из перьев на голове.

Следует отметить, что точное происхождение описанных птиц неизвестно ни в одном случае, так как все они были пойманы или убиты уже взрослыми.

Несколько подобных гибридов было получено в Берлинском зоологическом саду. Они исследовались и наблюдались Полем (Poll, 1910).

Размеры их и окраску Поль определяет как промежуточные. Исследования Поля направлены главным образом на гистологическое изучение половой системы гибридов. Описание же других признаков далеко не полно и поверхностно, как и во всех вышеупомянутых случаях. Указания на частые скрещивания между мускусными и домашними утками находим также у Пауэль Оуэна (Powell Owen, 1930) и

[1] Происхождение и описание исходных форм см. в нашей ст. «Сцепленные с полом признаки у гибридов между Cairina moschata и Anas platyrhyncha» Зоол. ж., XIV, в. 3, 1935.

у Мазинг Р. (1933), которые однако не дают описаний этих гибридов Случайный характер получения и неполнота исследования подобных гибридов побуждают нас опубликовать наши данные по исследованию некоторых признаков у гибридов между мускусной и кряковой уткой.

Материалом для исследования послужили утята и взрослые птицы обеих исходных форм Cairina moschata и Anas platyrhyncha и гибридов от реципрокных скрещиваний, полученных нами в 1933 г. во время работы по гибридизации птиц в Аскании Нова.

Таблица 1. Материал для исследования

Вид	Пол	Возраст
1. Cairina moschata	4 самца, 7 самок	1 год
2. » »	7 самцов, 7 самок	От 4 до 124 дней
3. Anas platyrhyncha (порода Хаки)	6 » 7 »	1 год
4. » » » »	10 » 21 самка	От 4 до 124 дней
5. Гибриды Cairinas [1]	18 » 15 самок	1 год
6. » »	18 » 15 »	От 4 до 124 дней
7. Гибриды Anirina [2]	4 самца, 3 самки	1 год
8. » »	4 » 3 »	От 4 до 124 дней

Исследованы были некоторые признаки гибридов, а именно: вес, окраска оперения, некоторые анатомические признаки и инстинкты.

ГЕТЕРОЗИС

При гибридизации часто наблюдается весьма интересное явление, получившее название гетерозиса. Гетерозис проявляется в более мощном развитии, более крупном росте и повышенной жизнеспособности гибридов.

Подобное явление наблюдается у гибридов осла с лошадью, яка с крупным рогатым скотом (Самохвалова Г. В. и Кажаринов Ф. С., 1934), петуха с цесаркой [Гайер (Guyer, 1909)] и в ряде других как видовых, так и внутривидовых и, наоборот, более отдаленных скрещиваний.

Объяснение гетерозиса некоторые находят в биохимических явлениях, предполагая, что различные степени гетерозиса являются результатом различных степеней взаимного отравления.

Генетики объяснение гетерозиса находят в обогащении гибридного организма доминантными генами обеих исходных форм, влияющими на вес, рост, выносливость, жизнеспособность и другие признаки. Подобное обогащение доминантными генами может иметь место вследствие эволюционного параллелизма, т. е. возможной эволюции различных видов в одном и том же направлении, причем однако полное сходство не может быть достигнуто (Серебровский А. С., 1934). В этом случае 2 скрестившихся вида, у одного из которых на усиление роста (или повышение жизнеспособности и т. д.) влияют гены А и В, а у другого гены С и D дают гибрида, обладающего всеми этими генами и вследствие этого обнаруживающего более пышное развитие.

С этой точки зрения легко объяснима связь гетерозиса только с F_1, так как в F_2 и дальнейших поколениях хромосомы, свободно распределяясь, нарушают соотношение генов, образовавшееся в F_1. Понятно также, почему степень гетерозиса различна в различных скрещиваниях. Гетерозис у субгибридов обычно слабее вследствие близкого родства и возможно полного сходства части генов обеих исходных

---

[1] Cairinas — гибриды от скрещивания самца Cairina с самкой Anas.
[2] Anirina — гибриды от реципрокного скрещивания

форм, при межвидовых скрещиваниях гетерозис вследствие эволюционного параллелизма выражается сильнее.

Исследованные нами гибриды обнаружили некоторые признаки, которые показывают наличие у них гетерозиса. К этим признакам относятся жизнеспособность в эмбриональном периоде и рост. Что касается жизнедеятельности гибридных эмбрионов, то получены следующие данные.

За время от 1 апреля по 1 июля 1933 г. от уток Хаки, скрещенных с мускусным самцом, было получено 305 яиц, из которых оплодотворенных было 126, что составляет 41,31%.

Из этих 126 яиц 18 было разбито по небрежности. Из оставшихся 108 яиц задохликов и кровяных колец было 39, или 36,11%. Вывелось 69 гибридов. Таким образом, если совсем исключить из подсчета разбитые яйца, то оказывается, что процент вывода гибридов составляет 63,89.

Для сравнения были взяты данные по инкубации утиных эмбрионов различных пород от нескольких наугад взятых закладок. Оказалось, что из 38 оплодотворенных яиц домашних уток задохликов и кровяных колец оказалось 25 (65,79%). Вывелось 13 утят, что составляет 34,21% к числу оплодотворенных яиц. Ниже приводится таблица, суммирующая эти данные.

Таблица 2

Вид (или гибрид)	Оплодотворенных яиц	Из оплодотворенных яиц					
		задохлось		вывелось			
	в абсолютных числах	в абсолютных числах	в %	в абсолютных числах	в %	$M-M_1$	R
Cairanas	108	39	36,11	69	$63,89 \pm 4,42$	29,68	4,63
Anas (домашние) .	38	25	65,79	13	$34,21 \pm 4,74$	6,40	

Следует заметить, что общий низкий процент вылупления нужно отнести за счет неблагоприятных условий инкубации, которые имели место в первую половину сезона (недосмотр, отсутствие квалифицированного работника).

Таблица показывает, что при равных (очень плохих) условиях инкубации вылупляемость домашних утят составляет 34,21%, а гибридов 63,89%, причем разница в 29% совершенно реальна.

Отсюда можно заключить, что гибриды являются более жизнеспособными в эмбриональном периоде, чем Anas (Хаки), показывая большую сопротивляемость неблагоприятным условиям, что может быть следствием гетерозиса.

Исследование живого веса гибридов по сравнению с исходными формами дало следующий результат, показанный в ниже приведенных таблицах и кривых.

Ниже приводится кривая (рис. 1), где сплошной линией изображен вес самок Cairanas, пунктиром—вес самок Cairina и Anas (Хаки).

Табл. 3 и кривая (рис. 1) показывают, что самки Cairanas обнаружили во взрослом состоянии значительно больший живой вес, чем самки обеих исходных форм, что свидетельствует о наличии у самок Cairanas гетерозиса, выражающегося в увеличении их веса.

[1] Описание исходных форм по данном признаку см. в нашей статье «Сцепленные с полом признаки у гибридов между Cairina moschata и Anas platyrhyncha».

Так как при исследовании веса самцов-гибридов от обоих реципрокных скрещиваний, а также самок Anirina оказалось, что у первых (самцов) наследование веса промежуточно, а у вторых (самок Anirina) вес равен весу более мелкой исходной формы Anas (Хаки), т. е. гетерозиса по весу они не обнаружили, и в то же время самцы имеют развитые семенники, самки Anirina—развитой яичник (см. нашу ст. «Сцепленные с полом признаки»), а обнаружившие гетерозис самки Cairanas инфантильны, то следует думать, что гетерозис их находится в какой-то связи с явлением бесплодия. Ниже приведены таблицы и кривые, где ясно виден промежуточный характер наследования веса у самцов Cairanas (табл. 4 и рис. 2), самцов Anirina (табл. 5 и рис. 3) и сходство с Anas (Хаки) у самок Anirina (табл. 6 и рис. 4).

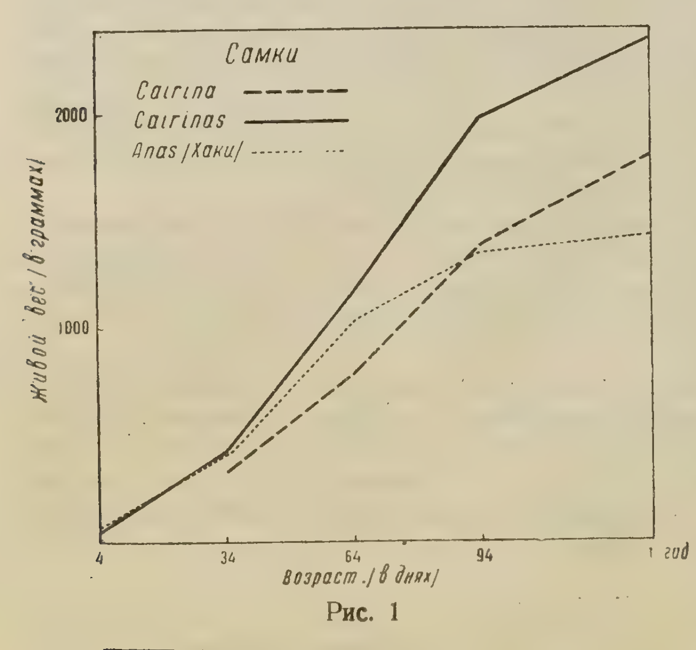


Рис. 1

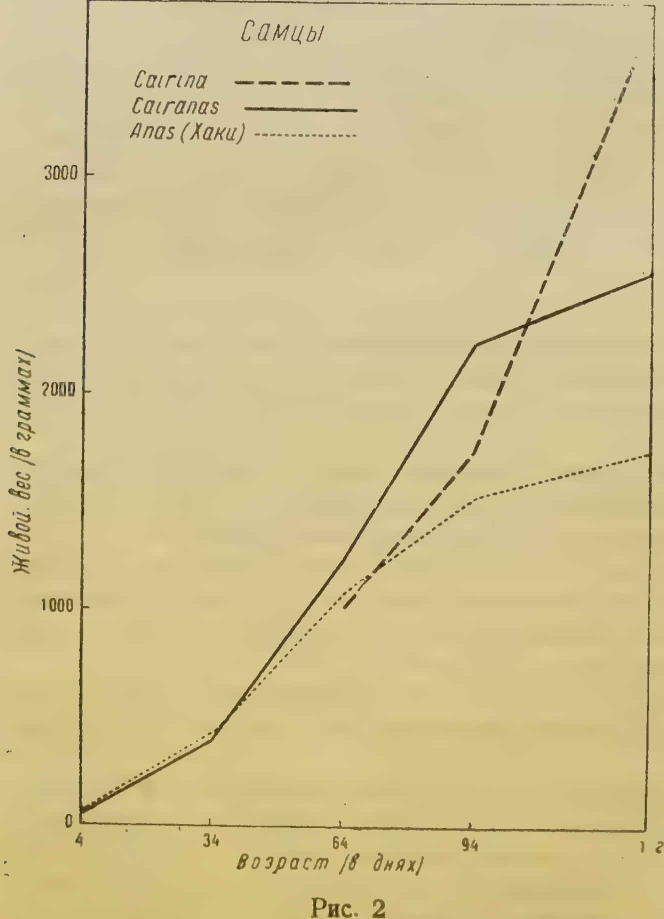


Рис. 2

Табл. 4, 5 и 6 показывают, что наследование веса у самцов Cairinas и Anirina является промежуточным, а вес самки Anirina равен весу более легкой исходной формы Anas (Хаки).

Таким образом исследование гибридов и исходных форм показало наличие гетерозиса по весу у самок Cairanas и повышенную выносливость гибридных эмбрионов по сравнению с эмбрионами Anas (разных пород), что также может быть проявлением гетерозиса. Из этих же данных видно, что существует связь между гетерозисом и явлением бесплодия. А так как бесплодие данных гибридов очевидно является следствием несоответствия баланса полоопределяющих генов[1], то следует предположить, что гете-

[1] См. нашу статью «Сцепленные с полом признаки у гибридов».

Таблица 3. Живой вес самок Cairanas по сравнению с самками обеих исходных форм (в возрасте от 4 дней до 1 года).

Вид	Количество особей	Живой вес (в граммах)				
		4 дня	34 дня	64 дня	94 дня	1 год
R_1			2,62	4,45	4,39	4,78
$M - M_1$			97,34 ± 37,15	381,13 ± 85,52	596,12 ± 135,53	544,58 ± 113,75
Cairina	6—7		326,66 ± 11,57	778,17 ± 41,08	1 383,28 ± 81,91	1795,42 ± 87,19
Cairanas	10—15	44,86 ± 1,87	424,00 ± 35,31	1 159,30 ± 75,01	1 979,40 ± 107,99	2 340,00 ± 73,06
Anas (Хаки)	7—21	58,14 ± 3,41	410,15 ± 29,78	1 030,00 ± 118,84	1 346,73 ± 42,15	1 417,28 ± 42,35
$M - M_1$		13,28 ± 3,88	13,85 ± 46,19	129,30 ± 130,57	632,67 ± 111,52	922,72 ± 84,44
R_2		3,42	0,29	0,99	5,67	10,92

розис Cairanas находится в какой-то связи с этим несоответствием' что может являться специфичностью данного скрещивания.

ОСОБЕННОСТИ В НАСЛЕДОВАНИИ ЖИВОГО ВЕСА

При исследовании живого веса кроме гетерозиса у самок были обнаружены еще некоторые явления, к обсуждению которых мы сейчас и переходим.

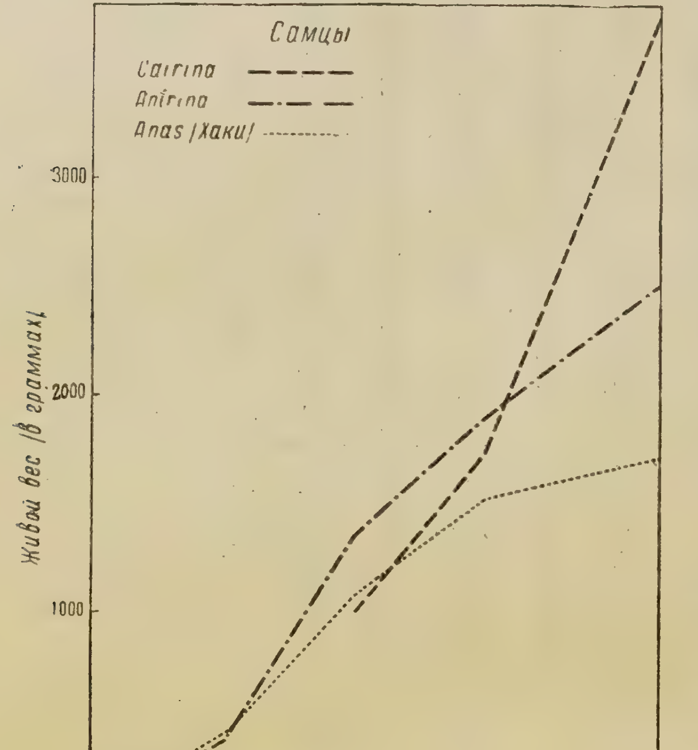


Рис. 3

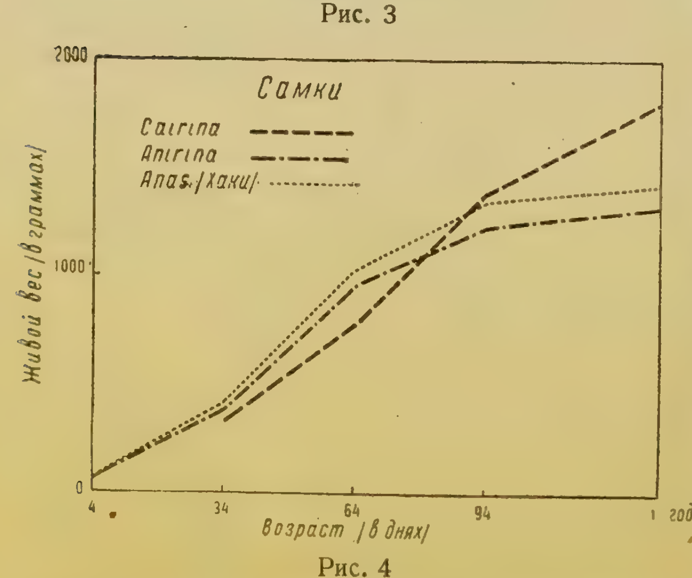


Рис. 4

При взгляде на приведенные таблицы и кривые бросается в глаза тот факт, что Cairina (как самцы, так и самки) в течение первых 3 месяцев жизни весят меньше, чем Anas (Хаки), но в дальнейшем перегоняют этих последних, показывая более высокий вес.

Это свидетельствует о медленном темпе роста Cairina и более быстром темпе роста Anas (Хаки).

Так как темпы роста гибридов Cairanas и Anirina совпадают с темпами роста Anas (Хаки), то следует заключить, что более быстрое развитие Anas (Хаки) доминирует над медленным темпом развития Cairina.

На этих же таблицах и кривых обращает на себя внимание реальная разница в весе на 4-й день жизни между Cairanas и Anas (Хаки). Сказанное относится как к самцам, так и к самкам в пользу последних, в месячном возрасте разница выравнивается и затем снова возникает, но уже в пользу Cairanas, которые обнаруживают, как будет показано ниже, компенсаторный рост.

Это обстоятельство возбудило вопрос о взаимоотношении веса яйца с весом вылупляющегося из него гибрида.

Для выяснения характера взаимоотношения был исследован вес яиц Anas (Хаки) и Cairina и зависимость веса 4-дневных гибридов от веса яиц обеих исходных форм.

Таблица 4. Живой вес самцов-гибридов Cairanas по сравнению с самцами Cairina и Anas (Хаки) (в возрасте от 4 дней до 1 года)

Вид	Количество особей	Живой вес (в граммах)				
		4 дня	34 дня	64 дня	94 дня	1 год
R_1				1,81	5,92	7,38
$M - M_1$				236,10 ± 129,87	476,56 ± 80,39	−1 184,82 ± 160,46
Cairina moschata	7			997,42 ± 109,56	1 740,00 ± 69,84 (3 особи)	3 752,50 ± 146,86
Cairanas	10–18	46,61 ± 2,38	388,23 ± 67,34	1 233,52 ± 69,58	2 216,56 ± 39,83	2 567,68 ± 64,65
Anas (Хаки)	5–10	59,16 ± 4,22	416,16 ± 41,62	1 085,40 ± 66,57	1 527,28 ± 78,01	1 731,00 ± 90,75
$M - M_2$		— 12,55 ± 4,84	— 27,93 ± 79,16	148,12 ± 96,29	689,28 ± 87,58	836,68 ± 111,42
R_2		2,59	0,35	1,53	7,87	7,50

Таблица 5. Живой вес самцов-гибридов Anirina по сравнению с самцами Cairina и Anas (Хаки) (в возрасте от 4 дней до 1 года)

Вид	Количество особей	Живой вес (в граммах)				
		4 дня	34 дня	64 дня	94 дня	1 год
R_1				2,18	1,30	6,65
$M - M_1$				$363,33 \pm 166,64$	$162,50 \pm 124,53$	$1\,232,50 \pm 185,07$
Cairina	7			$997,42 \pm 109,66$	$1\,740,00 \pm 69,84$ (3 особи)	$3\,752,50 \pm 146,86$
Anirina	4	$52,00 \pm 11,31$	$407,50 \pm 35,52$	$1\,360,75 \pm 125,48$	$1\,902,50 \pm 103,11$	$2\,520,00 \pm 112,63$
Anas (Хаки)	5–10	$59,16 \pm 4,22$	$416,16 \pm 41,62$	$1\,085,40 \pm 66,57$	$1\,527,28 \pm 78,01$	$1\,731,00 \pm 90,75$
$M - M_2$		$-7,16 \pm 12,07$	$-8,66 \pm 54,71$	$275,35 \pm 142,04$	$375,22 \pm 129,29$	$789,00 \pm 144,64$
R_2		0,59	0,10	1,93	2,90	5,45

Таблица 6. Живой вес самок Anirina по сравнению с самками Cairina и Anas (Хаки) (в возрасте от 4 дней до 1 года)

Вид	Количество особей	Живой вес (в граммах)				
		4 дня	34 дня	64 дня	94 дня	1 год
R_1			2,09	1,92	1,66	4,72
$M - M_1$			55,00 ± 26,22	184,16 ± 95,86	— 153,28 ± 92,06	— 479,09 ± 101,50
Cairina	6—7		326,66 ± 11,57	778,17 ± 41,08	1 383,28 ± 81,91	1 795,42 ± 87,19
Anirina	3	58,66 ± 2,95	381,66 ± 23,56	962,33 ± 86,62	1 230,00 ± 42,04	1 316,33 ± 51,98
Anas (Хаки)	7—21	58,14 ± 3,41	410,15 ± 29,78	1030,00 ± 118,84	1 346,73 ± 42,15	1 417,28 ± 42,35
$M - M_2$		0,52 ± 4,50	— 28,49 ± 37,97	— 67,67 ± 147,05	— 116,73 ± 59,53	— 100,95 ± 67,04
R_2		0,01	0,75	0,46	1,96	1,50

Выведено было 100 яиц Anas и 26 яиц Cairina. Результаты представлены ниже в табл. 7.

Таблица 7. Вес яиц

Вид	Количество яиц	M ± m
Cairina	26	78,73 ± 1,29
Anas (Хаки)	100	57,37 ± 0,6
$M - M_1$	—	21,36 ± 1,42
R	—	15,04

Из таблицы видно, что яйца Cairina значительно тяжелее яиц Anas (Хаки).

Сравнение веса гибридов Anirina с весом Cairanas и Anas (Хаки) показало, что Anirina, вылупившиеся из крупных яиц Cairina, не отличаются при вылуплении по весу от чистопородных Anas (Хаки), вылупляющихся из более легких яиц Anas (Хаки). Cairanas же, также вылупившиеся из более легких яиц Anas (Хаки), оказываются легче как утят Anirina, так и утят Anas (Хаки), причем разница совершенно достоверна. Ниже приводится табл. 8, где представлены живые веса гибридов Cairanas и Anirina по сравнению с Anas (Хаки) от вылупления до месячного возраста (см. также кривую, рис. 5).

Таблица 8. Живой вес Cairanas, Anirina и Anas (Хаки) (от 4 до 34 дней)

Вид	Живой вес (в граммах)			
	4 дня	14 дней	24 дня	34 дня
R_1	3,42	0	0,05	0,30
$M - M_1$	13,28±3,88	−0,04±6,38	−1,35±25,80	−13,85±46,01
Cairanas	44,85±1,87	106,46±5,65	216,66±19,53	424,00±35,31
Anas (Хаки)	58,14±3,41	106,42±2,97	215,31±16,87	410,15±29,78
Anirina	58,66±2,95	123,00±9,89	207,66±18,00	381,66±23,56
$M - M_2$	−0,52±4,50	−16,58±10,32	7,65±24,66	28,49±37,97
R_2	0,01	1,60	0,31	0,75

Табл. 8 и кривая (рис. 5) показывают наличие в 4-дневном возрасте реальной разницы между гибридами Cairanas и Anas (Хаки), причем гибриды оказываются легче, хотя впоследствии выравниваются и в более позднем возрасте, как видно из предыдущих таблиц, далеко оставляют позади утят Хаки. Это может происходить вследствие того, что крупный гибрид в мелком яйце Хаки не может достигать полного развития и вылупляется поэтому с более низким весом, чем утята Anas (Хаки), развивающиеся в яйце нормальных для них размеров. Это предположение подтверждается данными по вылуплению гибридов Anirina, которые, вылупляясь из крупных яиц Cairina, обладают вначале более высоким весом, чем Cairanas, и не отличаются по весу от Anas (Хаки).

Из вышеизложенного можно заключить, что низкий вес яиц Anas (Хаки) не обеспечивает гибриду Cairanas более полного развития,

вследствие чего гибриды Cairanas оказываются при вылуплении легче, чем Anas (Хаки) и гибриды Anirina, хотя в течение первого месяца эта разница и выравнивается.

Таким образом при исследовании живого веса кроме гетерозиса самок Cairanas было обнаружено: 1) что темп роста Anas (Хаки) более быстрый, чем темп роста Cairina; 2) что быстрый рост Anas (Хаки) доминирует над медленным темпом развития Cairina; 3) что в более мелком яйце Anas (Хаки) гибрид Cairanas не получает возможностей для полного развития, чем и объясняется разница в весе между 4-дневными гибридами Cairanas, Anirina и утятами Anas (Хаки); 4) что утята Cairanas, будучи в 4-дневном возрасте легче Anas (Хаки), обнаруживают компенсаторный рост в течение месяца, нагоняя и в дальнейшем значительно превосходя по весу последних (Хаки).

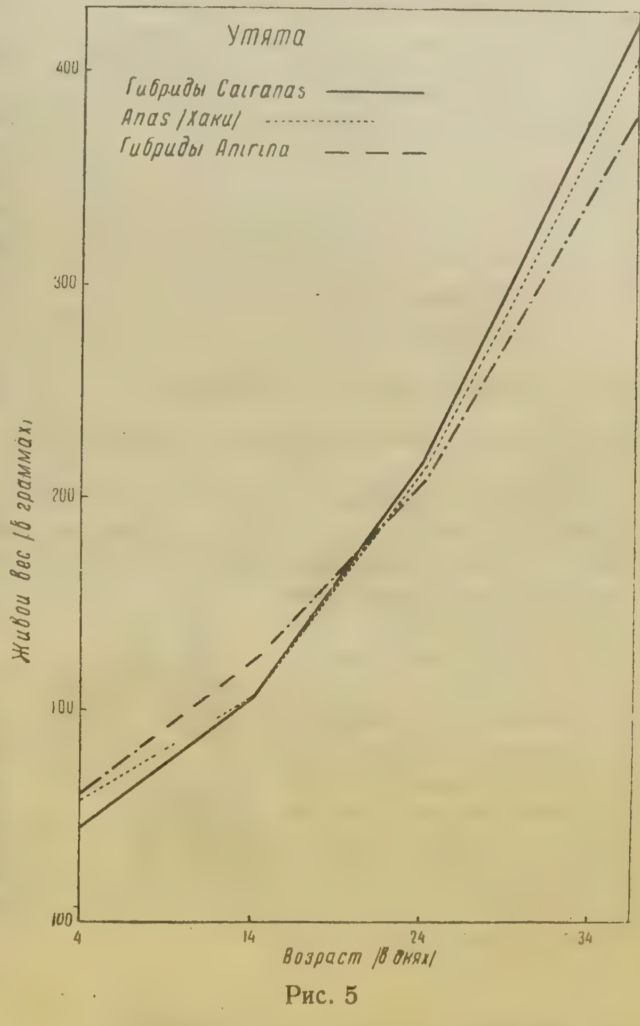


Рис. 5

ХАРАКТЕР ПРОЯВЛЕНИЯ ПРИЗНАКОВ ИСХОДНЫХ ФОРМ У ГИБРИДОВ

Окраска оперения

Мы уже писали об общей окраске оперения исследуемых гибридов[1], здесь же коснемся лишь некоторых деталей окраски перьев.

Обращает на себя внимание разница в распространении пигмента на боковых (flancs) перьях Cairina и Anas (Хаки). У самцов и самок Cairina пигмент распространен по перу равномерно. У самцов и самок Anas (Хаки) на более светлом фоне заметно выступают белые и темные поперечные полосы.

Гибриды Cairinas и Anirina — как самцы, так и самки — также обнаруживают неравномерное распределение пигмента в виде таких же полос. Можно заключить, что неравномерное распределение пигмента на боковых перьях Anas (Хаки) доминирует над однотонной окраской этих перьев у Cairina.

Самец и самка Cairina не отличаются между собой по характеру рисунка на боковых перьях, в то время как самцы Anas (Хаки) заметно отличаются от самок по этому признаку. Боковое перо самца покрыто мелкими волнистыми поперечными полосками, а перо самки взамен их имеет 2—3 широких V-образных поперечных полосы.

Гибриды-самцы Cairanas и Anirina также имеют на боковых перьях узкие волнистые поперечные полоски, а их самки, как и самки Anas, 2—3 широких поперечных полосы.

[1] См нашу статью «Сцепленные с полом признаки».

Отсюда можно заключить, что половой диморфизм в характере распределения пигмента на боковых перьях, свойственный Anas (Хаки), доминирует над мономорфизмом по данному признаку у Cairina.

Форма рулевых перьев

При исследовании формы хвоста оказалось, что у Cairina (оба пола) самые длинные и широкие перья находятся посредине хвоста, крайние же рулевые — наиболее мелкие из всех рулевых.

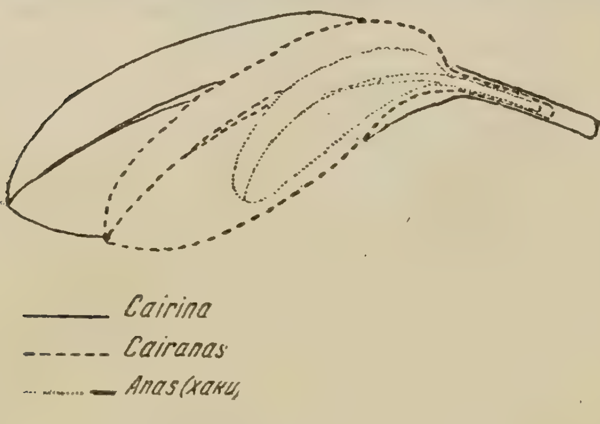


Рис. 6. Крайние рулевые перья

У Anas (Хаки), как и у ее предка — дикой кряковой утки, — средние рулевые перья, наоборот, самые узкие и короткие, что придает ее развернутому хвосту совершенно иную, чем у Cairina, форму.

У гибридов Cairanas и Anirina самые длинные перья хвоста являются средними, как у Cairina.

Таким образом оказалось, что форма хвоста Cairina доминирует над формой хвоста Anas (Хаки).

Кроме того оказалось, что у самцов-гибридов не обнаруживается свойственного самцам Anas (Хаки) завитка на средних четырех рулевых перьях. Следовательно, это рецессивный признак. Хотя доминирует общая форма хвоста, свойственная Cairina, но форма, размеры и изгиб каждого рулевого пера являются промежуточными. На рис. 6 изображены крайние рулевые перья самок Cairina (сплошной линией), Cairanas (линейным пунктиром) и Anas (Хаки)(точечным пунктиром).

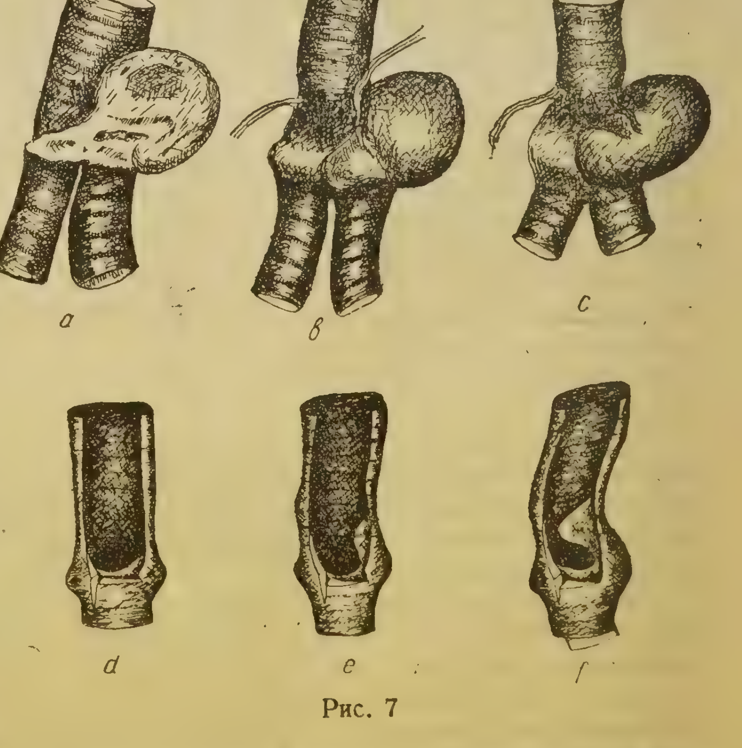


Рис. 7

Голосовой аппарат

Известно, что в образовании голоса у самцов Lamellirostres определенную роль играет расширение трахеи в месте соединения ее с бронхами, так называемого tympanum. Наши наблюдения показали, что голос Cairina резко отличается от голоса Anas (Хаки). Cairina не крякают, как Anas (Хаки), а производят шипящие звуки, за что, очевидно, их и называют шептунами. Гибриды Cairinas и Anirina также не крякают, причем для самцов это верно без исключений, но среди самок попадаются некоторые, издающие неясные крякающие звуки.

Вскрытие нижней гортани самцов Cairina, Cairanas и Anas дало следующий результат. Tympanum самца Cairina имеет полукруглую форму, сильно сплюснутую с обеих сторон, являясь вследствие этого плоским. Поверхность его морщиниста (рис. 2), а tympanum самца Anas (Хаки) яйцевидной формы и очень выпуклый, с гладкой поверхностью (рис. 7, c). Tympanum гибрида также полукруглой формы, как у Cairina, но гораздо более выпуклый. Tympanum Cairina не образует полости внутри, в то время как такая полость есть как у Anas (Хаки), так и у гибридов (рис. 7, b).

Щель, ведущая в барабан из трахеи, у Cairina мало заметна и непроходима, в то время как она велика и вполне проходима у Anas и имеет промежуточные размеры у гибридов.

У Cairina pessulus рудиментарен (рис. 7, d), у Anas он хорошо развит и высок, верхний конец его находится выше места прикрепления musculus sterno-trachealis (рис. 7, f).

У гибридов pessulus мало развит (рис. 7), не высок, верхний край его находится ниже места прикрепления musculus sterno-trachealis. Трахея у Cairina не изогнута, у Anas имеет S-образный изгиб, причем выпуклость задней стенки находится как раз против свободного конца развитого pessulus, представляющего собой гребнеобразный вырост передней стенки трахеи.

Трахея гибрида слабо изогнута. Выпуклость задней стенки находится в том месте, что и у Anas.

Из изложенного можно заключить следующее.

1. Полукруглая форма tympanum у Cairina доминирует над яйцевидной формой его у Anas (Хаки).

2. Наличие полости в tympanum у Anas доминирует над ее отсутствием у Cairina.

3. Размеры щели, ведущей в tympanum, у гибридов промежуточна.

4. Наличие pessulus у Anas доминирует над его отсутствием у Cairina.

5. Размеры pessulus у гибридов промежуточны.

6. Изогнутость трахеи Anas доминирует над отсутствием изгиба у Cairina.

7. Степень изогнутости трахеи у гибридов промежуточна.

8. Разница в звуках голоса, присущих гибридам и обеим исходным формам, очевидно обусловлена в значительной степени указанными различиями в строении нижней гортани птиц.

Форма костей

Уже при поверхностном сравнении скелетов гибридов со скелетами обеих исходных форм бросаются в глаза различия в строении грудной клетки.

У Cairina боковые отростки грудной кости образуют с задним краем грудины большую вырезку (рис. 8, a — самец).

У Anas боковые отростки грудной кости идут параллельно грудине и образуют с задним ее краем не вырезку, а почти замкнутое окно (рис. 8, b — самец, c — самка).

У гибридов Cairanas боковые отростки грудной кости образуют с задним краем грудины вырезку, как у Cairina (рис. 8, d — самец e — самка).

То же самое имеет место и у Anirina (рис. 8, f — самец, g — самка).

Следовательно наличие вырезки между задним краем грудины и ее боковыми отростками, свойственное Cairina, доминирует над образованием почти замкнутого окна, свойственного Anas (Хаки).

Голая кожа на голове

Cairina обладают видовым отличием в виде голой бородавчатой кожи на голове, покрывающей ее переднюю и боковые части.

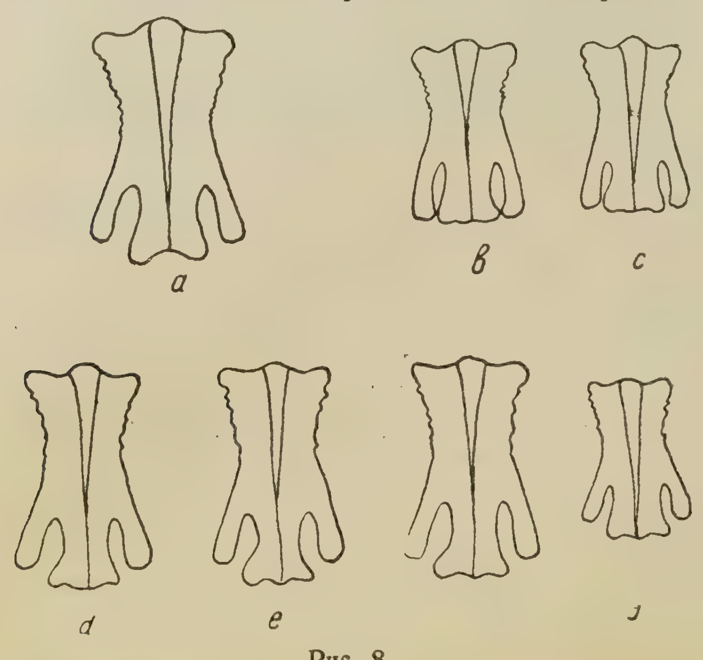


Рис. 8

У Anas вся голова оперенная, как и у гибридов от обоих скрещиваний.

Следовательно наличие голой кожи — признак рецессивный.

Способность летать

Cairina способны к довольно длительным полетам, Anas (Хаки) лишены этой способности.

Гибриды от обоих скрещиваний также могут хорошо летать. Способность летать доминирует над отсутствием ее.

Инстинкт насиживания

Самки Cairina — хорошие наседки. Самки Anas (Хаки) почти лишены инстинкта насиживаняя. Anirina имеют хорошо развитой инстинкт насиживания.

Развитый инстинкт насиживания Cairina доминирует над его отсутствием у Anas (Хаки).

Заключение

При исследовании признаков гибридов обращает на себя внимание то обстоятельство, что гибриды представляют собой как бы мозаику доминантных признаков обоих родителей, причем некоторые части организма проявляют как отцовские, так и материнские признаки. Так например общая форма tympanum гибрида свойственна Cairina, наличие полости внутри tympanum, как и наличие pessulus, свойственны Anas. Форма хвоста у гибридов такая же, как у Cairina, форма же и размеры каждого пера в отдельности—промежуточны. Промежуточными являются также размеры pessulus, размеры щели, ведущей в tympanum, и т. д.

Подобные явления (мозаичность, промежуточность) наблюдались и у других гибридов птиц [Науман (Naumann)], а также у гибридов растений и животных. В свое время подобные явления некоторыми исследователями (Блaрингем, Рабо и др.) расценивались как специфичные только для гибридных скрещиваний и представляющие особый, не подчиняющийся менделевским закономерностям тип наследования.

Однако многочисленные исследования дальнейших поколений плодовитых гибридов, показавшие большое многообразие в F_2 и дальнейших поколениях (Гершлер на рыбах, Вихлер и Коррено на растениях и др.) опровергли эту точку зрения.

С точки зрения современной генетики промежуточность межвидовых гибридов объясняется тем, что различные скрещиваемые виды отличаются по большому количеству признаков; генные их различия таким образом еще больше, вследствие чего все межвидовые скрещивания в той или иной степени полигибридны. Так как эволюционные пути различных видов различны, то гены, влияющие на один

и тот же признак, у одних видов могут быть доминантными, у других рецессивными, что может создавать у гибридов картину мозаичности [пример с голосовым аппаратом у гибридов между Cairina и Anas (Хаки)].

В связи с бесплодием изученных нами гибридов пока исключена возможность исследования поведения ряда признаков гибридов в F_2 и дальнейших поколениях, но не следует сомневаться в том, что наши гибриды не являются исключением из ряда других известных гибридов и при условии восстановления плодовитости покажут в F_2 характерное многообразие форм, свидетельствующее о расщеплении и следовательно о подчинении поведения признаков у гибридов менделевским закономерностям.

Приведенный в настоящем разделе работы материал не дает возможности сделать определенные выводы о закономерностях наследования у гибридов, но все же при данном состоянии наших сведений о гибридах птиц представляет интерес, так как на данном этапе развития гибридизации остро чувствуется потребность накопления возможно большего фактического материала, без которого немыслимо дальнейшее движение вперед.

ЛИТЕРАТУРА

1. Brit. Cat. pp. 53. 193, 1895.—2. Guyer M. F. Atavism in guinea-hybrids. Journal Experim. Zoology, vol. VII, № 4. p. 725, 1909.– 3. Leverkühn. Über Farbenvarietäten bei Vogeln, Cabanis Journal für Ornithologie. IV, S. 218—219, 1890.—4. Naumann. Naturgeschite der Vogel Mitteleuropas, Bd. X, S. 191.—5. Pallas Zoographia rosso-asiatica, vol. II, p. 258, 1811.—6. Poll H. Über Vogeldarschling. Bericht über den. V Intern Ornithol. Kongress, S. 422—428, 1910. 7. Poll H. und Tiffe W. Moschlingstudien der Histologie der Keimdrüsen bei Moschlingen. Sitz. der Gesellschaft naturforschenden Freunde, № 6, Januar. 1907.—8. Powell Owen. The Pato Griollo or Muscory oi S America 1930. - 9. Radde. Ornis caucasica, 1884.—10. Sonnini. Histoire naturelle des oiseaux, vol. 61, 11. Suchetet. Oiseaux hybrids, rencontrés à l'état sauvage, pp 141, 146—151. 696, 699—706, 1890.—12. Мазинг Р. К вопросу о присхождении домашних уток. Труды лаборатории генетики Академии наук СССР, вып. 1.—13. Самохвалова Г. В. и Кажаринов Ф. С. Некоторые элементы крови у гибридов яка с местным рогатым скотом. Биол. журн., в. 3, 1934.—14. Серебровский А. С. Гибридизация животных, 1934.

ÜBER HYBRIDATIONSVERSUCHE AN VÖGELN

ÜBER EINIGE HEREDITÄRE ERSCHEINUNGEN BEI HYBRIDEN VON CAIRINA MOSCHATA UND ANAS PLATYRHYNCHA

I. I. Sokolowskaja

Zusammenfassung

1. Cairina moschata weist einen deutlichen Geschlechtsdimorphismus im Gewicht auf, der im 3. Lebensmonat in Erscheinung tritt. Einjährige Männchen sind doppelt so schwer als Weibchen gleichen Alters (das Männchen wiegt 3752,50 ± 146,86 gr; das Weibchen — 1795,42 ± 87,19 gr).

2. Anas platyrhyncha (Chaki Campbell) weist gleichfalls ein Geschlechtsdimorphismus im Gewicht auf, jedoch ist der Unterschied der Geschlechter in dieser Beziehung erheblich geringer als bei Cairina (das Anas - Männchen wiegt 1731,00 ± 90,75 gr, das Weibchen 1417,28 ± 42,35 gr).

3. In den ersten Lebensmonaten bleiben die Männchen und Weibchen von Cairina im Wachstum hinter Anas (=Chaki) zurück, späterhin jedoch überholen sie letzteren.

4. Da sich beim viertägigen Hybrid Cairanas (♂ Cairina × ♀ Anas (Chaki) ein ausgesprochener Unterschied im Gewicht verglichen mit den Jungenten von Anas (=Chaki) zu Gunsten der letzteren äussert, wobei sich dieser Unterschied gegen Ende des ersten Lebensmonats ausgleicht um späterhin wieder zu Gunsten von Cairanas aufzutreten, darf angenommen werden, dass in einem an Umfang kleinem Ei einer kleineren Ausgangsform (das Anas-Ei wiegt im Durchschnitt 57,37 ± 0,60 gr) ein grosser Hybride (Cairanas) sich nicht voll entwickeln kann. Dieses bestätigt sich durch die Feststellungen an den Anirinahybriden (♂ Anas × ♀ Cairina) die grösseren Eiern einer grösseren Ausgangsform entstammend (Durchschnittsgewicht eines Cairina-Eies = 76,73 ± 1,29 gr) im Alter von 4 Tagen ein höheres Gewicht aufweisen als Cairinas. (Durchschnittsgewicht 4-tägiger Cairanas = 44,86 ± 1,87 gr; der gleichaltrigen Anirinas 58,66 ± 2,95 gr; der Anas (=Chaki) 58,14 ± 3,41 gr).

5. Die Hybridenweibchen Cairanas weisen deutlich ein höheres Gewicht auf als die Weibchen der beiden Ausgangsformen. Der Unterschied tritt zwischen dem 2. und 3. Lebensmonat zu Tage und verstärkt sich bis zum Ablauf des ersten Jahres.

6. Da bei gleichen (ungünstigen) Inkubationsverhältnissen der Prozentsatz der ausgebrüteten Hybriden bedeutend grösser ist als jener bei der Kontrollgruppe von Enten verschiedener Rassen, so darf angenommen werden, dass bei den Hybriden die Heterosis auch noch in einer erhöhten Widerstandskraft während der Embryonalperiode zum Ausdruck kommt.

7. Die dem Anas (=Chaki) eigentümliche ungleichmässige Verteilung des Pigments auf dem Gefieder (auf den Seitenfedern) dominiert über die Einfärbigkeit des Gefieders von Cairina.

Der Anas (=Chaki) und der wilden Krickente eigentümliche Geschlechtsdimorphismus in der Zeichnung der Seitenfedern dominiert über den Monomorphismus bei Cairina.

9. Die Form des Tympanum von Cairina dominiert über die Form des Tympanum von Anas (=Chaki).

10. Das Vorhandensein einer Höhlung innerhalb des Tympanum bei Anas dominiert über Fehlen derselben bei Cairina.

11. Das Vorhandensein eines entwickelten Pessulus bei Anas (=Chaki) dominiert über das Fehlen desselben bei Cairina.

12. Die Grösse des Pessulus ist bei den Hybriden intermediär.

13. Das Vorhandensein einer beiderseits offenen aus der Trachea zum Tympanum führenden Spalte bei Anas (=Chaki) dominiert über die Cairina eigentümliche einseitig offene.

14. Die Dimensionen der aus der Trachea zum Tympanum führenden Spalte sind bei den Hybriden intermediär.

15. Das Vorhandensein einer S-artigen Krümmung der Trachea bei Anas dominiert über das Fehlen derselben bei Cairina.

16. Die Krümmung der Trachea ist bei den Hybriden intermediär.

17. Der Bau des hinteren Teils des Brustknochens, speziell der Ausschnitt zwischen dem Brustknochen und dessen Seitenfortsätzen bei Cairina dominiert über Bautypus von Anas (Chaki und wilde Krickente), bei dem kein Ausschnitt, sondern ein fast geschlossenes Fenster entsteht.

18. Die Form des Schwanzes von Cairina (die mittleren Federn sind die längsten) dominiert über die Schwanzform von Anas, bei dem gerade umgekehrt, die mittleren Schwanzfedern am kürzesten sind.

19. Die gekräuselten mittleren Steuerfedern der Anasmännchen sind ein rezessives Merkmal.

20. Die Form der äusseren Steuerfedern bei den Hybriden ist bezüglich Länge, Breite und Krümmung intermediär.

21. Die im Bau des Stimmapparats von Cairina und Anas festgestellten Unterschiede erklären die Verschiedenheit der Stimme.

22. Die nackte Haut des Kopfes von Cairina ist ein rezessives Merkmal.

23. Die Flugfähigkeit von Cairina dominiert über die Flugunfähigkeit von Anas (Chaki).

24. Der bei Cairina ausgesprochen entwickelte Brutinstinkt dominiert über den schwach entwickelten Brutinstikt von Anas (=Chaki).

25. Der intermediäre Charakter der Struktur des Stimmapparats und die Formen der Steuerfedern bei den Hybriden dürfen als eine Kombination dominanter Merkmale des Elternpaares angesehen werden, die sich in verschiedener Richtung entwickelten und durch eine grosse Anzahl von Genen bedingt sind.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XIV 1935 г. ВЫП. 4

К ВОПРОСУ О МЕТОДИКЕ СРАВНИТЕЛЬНОГО АНАЛИЗА РОСТА РЫБ

(По поводу статьи В. В. Васнецова)

И. И. Шмальгаузен

Явление роста животных представляет собой процесс чрезвычайно сложный, и потому не удивительно, что даже в самой методике его изучения не достигнуто договоренности. Неизбежная при исследовании количественных изменений математическая обработка материала производится различными исследователями по-разному, и это также дает повод ко многим недоразумениям, тем более что некоторые из применяемых методов не выдерживают никакой критики. Так, я в свое время (и одновременно американский исследователь С. Броди) указал на неправильность обычного метода исчисления величины процентуального прироста, который при больших скоростях роста приводит к огромным ошибкам. Предложенный мною метод определения удельной скорости роста $C = \frac{\log v_2 - \log v_1}{0{,}4343\ (t_2 - t_1)}$ даст практически вполне достаточную точность для середины обследуемого периода $\left(\frac{t_2 + t_1}{2}\right)$. Однако скорость роста есть величина переменная, и для целей сравнения она мало пригодна. Опираясь на найденные мною закономерности эмбрионального роста высших позвоночных, я выработал методику определения константы роста, которая может быть вычислена с очень большой и притом вполне удобно учитываемой точностью (1). Этот метод оказался практически весьма удобным средством для анализа роста позвоночных. В. В. Васнецов в своей статье об анализе роста карповых рыб (2) пытается однако показать, что этот метод („формула Шмальгаузена“), хотя и даст указания на характерную периодичность роста, однако только в очень общей форме и притом только для крупных систематических единиц. Для сравнения же отдельных родов, а тем более видов она не может быть использована, так как у одного и того же вида в различных водоемах периодичность будет иная. Дальше автор указывает на некоторые трудности применения метода, зависящие главным образом от незнания точного времени начала роста. Трудности, зависящие от биологических особенностей объекта, конечно имеются и при любых других методах, и я сам всегда их отмечал в своих работах. Однако все же В. Васнецов неправ, когда он пытается доказать, что мой метод применим лишь для установления периодов роста, да и то в ограниченных пределах. Если, как говорит В. В. Васнецов, в различных водоемах и у одного же вида периодичность будет иной, то это лишь указывает на то, что между ростом рыбы в разных водоемах имеются известные качественные различия. Охватить последние математической формулой мы конечно не сможем, какой бы метод мы ни избрали. Однако мой метод по крайней мере даст возможность с легкостью установить это различие. Я многократно указывал в печати, что рост протекает закономерно по закону параболического роста лишь в пределах естественных периодов роста и поэтому формула применима каждый раз лишь внутри такого периода. Между различными периодами роста одного и того же животного имеются несомненно различия качественного характера, обусловленные каждый раз вмешательством новых факторов (например полового гормона при переходе в период половой зрелости). В моей формуле это выражается резким изменением величин константы. Я никогда не утверждал, что наступление половой зрелости (и вообще переход в иной период роста) зависит просто от времени (как это мне приписывает В. Васнецов на стр. 547), и то обстоятельство, что между величиной тела и наступлением половой зрелости существует тесная зависимость, не представляет для нас ничего неожиданного (хотя В. Васнецов дальше сам показывает, что это связь не очень прочная). Установление разного времени полового созревания одних и тех же видов рыб в разных водоемах создает

конечно известные трудности при сравнении их темпа роста, однако эти трудности имеются при всяком методе его учета. В частности при применении моего метода они не так велики, как это старается показать В. Васнецов. На примере роста язя реки Вах и озера Ильмень он пытается показать, что высота константы не характеризует интенсивности роста, так как „константа роста выше у язя из реки Вах, хотя рост его медленнее". То же самое выводится из сравнения роста леща озера Могильно и Волго-Каспийского района или роста плотвы из озера Бисерово и из озера Освел. Одним словом: „величина константы одного и того же вида, но из разных водоемов получается во второй период более высокой для медленно растущих рыб и ниже для быстро растущих" (стр. 540). В этом случае обвинение, выставленное против моего метода, действительно уничтожающее. Однако верно ли оно? Проведем сравнение на том же материале, который приводит В. Васнецов (сравнение проводится конечно на рыбах одного возраста). Язь в реке Вах вырастает за 6 лет от 5,0 до 26,0 см, т. е увеличивается в длину в 5,2 раза. Язь в озере Ильмень за те же шесть лет вырастает с 8,8 до 32,5 см, т. е. увеличивается в 3,7 раза. Таким образом язь в реке Вах действительно растет в эти годы гораздо быстрее, как это и показывает большая величина моей константы, а не медленнее, как это утверждает В. Васнецов. Это остается справедливым также и в том случае, если для сравнения взять чистый второй период роста (в реке Вах за 5 лет с 9,9 до 26,0 см — увеличение в 2,63 раза, а в озере Ильмень с 13,9 до 32,5 см — увеличение в 2,34 раза) или если взять отдельно любой год. То же для леща в озере Могильно: в 3 года с 6,5 до 17,9 см — увеличение в 2,75 раза, а в Волго-Каспийском районе с 7,3 до 25,3 — увеличение в 3,46 раза (константа в первом случае 0,863, во втором — 1,070). С четвертого года до шестого — наоборот, в озере Могильно увеличение с 22,5 до 30,8 см, т. е. в 1,37 раза, а в Волго-Каспийском районе с 29,5 до 36,0 см, т. е. в 1,22 раза, или в последние 4 года в озере Могильно с 22,5 до 34,5 см — увеличение в 1,53 раза (константа 0,743), а в Волго-Каспийском районе с 2,53 до 36,0 см — увеличение в 1,42 раза (константа 0,520). То же наконец и для плотвы: в озере Освел она возрастает за 7 лет с 3,8 до 17,9 см, а в озере Бисерова за те же 7 лет — с 5,1 до 17,8 см. Здесь и без всяких вычислений ясно, что в озере Освел плотва растет в обследуемое время быстрее, так как от значительно меньших начальных размеров доходит за тот же срок до такого же и даже большего конечного размера, как и в озере Бисерове. Эти соотношения совершенно правильно выражаются размерами моих констант роста (для озера Освел 0,840 и 0,735, а для озера Бисерово 0,724 и 0,576). Таким образом мой метод в данных случаях даст совершенно правильную оценку роста. Можно конечно во всех этих случаях отметить, что быстрый рост в течение первого года язя в озере Ильмень, леща в озере Могильно и плотвы в озере Бисерове (очевидно благоприятные условия питания мальков) связан с более ранним созреванием и более медленным их дальнейшим ростом и, наоборот, медленный начальный рост (неблагоприятные условия развития мальков) связан с замедленным созреванием и через это с продлением первого периода роста. Можно сделать и дальнейшие выводы биологического характера (наличие известной регуляции конечных размеров при больших колебаниях начальных) Это были бы верные выводы. Но при чем же здесь применимость или неприменимость моего метода. Ведь это специальные биологические вопросы, которые вообще требуют биологического анализа и одними только математическими выкладками не могут быть разрешены.

В. Васнецов утверждает, что скорость роста „оказывается более или менее одинаковой при одинаковой длине в начале года" (стр. 547), и на этом строит в дальнейшем свой метод анализа роста. Само собой разумеется, что не может не быть определенной зависимости между величиной тела и скоростью роста, раз и величина тела и скорость роста закономерно меняются во времени. Однако стойкость этих соотношений В. Васнецовым переоценивается: у язя из озера Ильмень скорость 0,187 при начальной длине в 18,0 см, а у язя из реки Вах скорость 0,188 при начальной длине в 16,4 см. У язя из озера Ильмень скорость 0,165 при начальной длине в 21,7 см, а у язя из реки Вах скорость 0,166 при начальной длине 19,8 см. У язя из озера Ильмень скорость 0,107 при начальной длине в 29,2 см, а у язя из реке Вах скорость 0,105 при начальной длине 23,4 см. Во всех этих случаях в озере Ильмень с той же скоростью растут более крупные рыбы, чем в реке Вах. Хотя В. Васнецов сам указывает, что в случае очень медленного роста и половая зрелость наступает при меньшей величине тела и „характеристика" роста во втором периоде оказывается ниже, все же он предлагает свой метод анализа роста, основанный именно на предположении, что рыбы одинаковых размеров растут с одинаковой скоростью. Автор определяет по моему методу скорость роста и множит ее на начальную (для данного года) величину (длину рыбы). Что при этом получается? Скорость роста, т. е. приращение единицы длины в единицу времени, $C = \frac{dL}{dt} \cdot \frac{1}{L}$ при умножении на длину даст $CL = \frac{dL}{dt}$, т. е. не что иное, как величину абсолютного прироста. Таким образом в результате сложных манипуляций — вычисления логарифмического прироста, деления на модуль и умножения на длину — мы получаем обыкновенную величину арифметического прироста. Зачем же столько математических действий? Ведь величина прироста гораздо проще узнается простым вычитанием последовательных величин (и притом с абсолютной

точностью). Правда, числа, получаемые В. Васнецовым, отличаются от обычных величин прироста, но это уже результат ошибочного вычисления. Скорость роста, исчисленная по моей формуле, верна лишь для середины обследуемого периода, а между тем В. Васнецов умножает ее на начальную величину рыбы (которая понятно всегда, особенно у молодых быстро растущих рыб, заметно меньше, чем величина в середине периода), поэтому все получаемые величины меньше истинной величины прироста. В особенности искаженными оказываются величины прироста в первые годы.

Величина абсолютного прироста (вычисляемая простым вычитанием) может служить неплохим критерием для сравнения роста рыб одного и того же вида в разных условиях, и во многих случаях эта величина оказывается для анализа роста вполне достаточной [я сам показал ее применимость для анализа периодичности роста и именно для установления качественного характера изменений при переходе из одного жизненного периода в другой (3)]. Однако как раз примеры, приводимые В. Васнецовым показывают ясно, что она не даст верной характеристики интенсивности роста. В табл. № 10 и 11 видно, что большая величина язя в озере Ильмень (как результат более интенсивного роста в течение первого года) связана до конца с большей абсолютной величиной ежегодного прироста; однако на самом деле интенсивность роста в озере Ильмень меньше (увеличение длины в 3,7 раза), чем в реке Вах (увеличение длины в 5,2 раза). Впрочем я вполне допускаю, что в рыбохозяйственной практике (но не в генетике) может быть важнее знать величину абсолютного прироста и величину получаемой в известный срок абсолютной массы, чем нашу интенсивность роста, определяемую удельной скоростью роста или константой роста. Но во всяком случае метод В. В. Васнецова есть лишь очень сложный и притом совершенно неверный способ вычисления величины абсолютного прироста рыбы. Ихтиологи поступят правильно, если будут следовать старой традиции и будут определять величину прироста простым вычитанием.

ЛИТЕРАТУРА

1. Schmalhausen I., Zur Methodik der Bestimmung der Wachstumskonstante Roux'Archiv für Entwicklungsmechanik, 124, 1931.—2. Васнецов В., Опыт сравнительного анализа линейного роста карповых, Зоологический журнал, № 13, 1934.—3. Schmalhausen I., Über die natürliche Einteilung des Wachstumsprozesses bei Wirbeltieren. Roux'Archiv für Entwicklungsmechanik, 115, 1929.

Ответственная редакция: **А. М. Быховская, М. Л. Левин и А. Н. Северцов**

Номер принят изд-вом от ред. 3. X. 1935 — Редактор периодики Н. И. Нуждин
Сдан в производство 13.X.1935 — Техн. редактор Е. Болдырева
Подписан к печати 13.XII.1935 — Выпускающий В. Курячев

Уполн. Главлита Б—16098. Биомедгиз № 450. $12^1/_2$ п. л. $16^1/_2$ авт. л. Ф. $72 \times 105^1/_{16}$

Емк. л. 60 000 — Заказ 1327 — Тираж 1 605

15-я тип. ОГИЗ треста «Полиграфкнига» Москва, М. Дмитровка, 18.

ТОМ XIV ВЫП. 1
BAND XIV HEFT 1

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ZOOLOGITSCHESKIJ JOURNAL

VORMALS
„REVUE ZOOLOGIQUE RUSSE“

Под редакцией:
А. М. БЫХОВСКОЙ, М. Л. ЛЕВИНА
и А. Н. СЕВЕРЦОВА

Schriftleitung:
A. M. BYCHOWSKAJA,
M. L. LEVIEN, A. N. SEWERTZOW



УПРАВЛЕНИЕ УНИВЕРСИТЕТОВ И НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИХ УЧРЕЖДЕНИЙ НАРКОМПРОСА РСФСР

ГОСУДАРСТВЕННОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО
БИОЛОГИЧЕСКОЙ И МЕДИЦИНСКОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

МОСКВА 1935

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Под редакцией
А. М. Быховской, М. Л. Левина и А. Н. Северцова

ПОДПИСНАЯ ЦЕНА: на том—16 р., на 2 вып. — 8 р.

Подписка принимается всеми отделениями, магазинами, киосками, уполномочен ными КОГИЗа и во всех почтовых пунктах СССР

СОДЕРЖАНИЕ. 1935. Т. XIV В. 1

А. Н. Северцов. Модусы филэмбриогенеза 1

С. М. Гершензон. Сродство гомологичных хромосом и его значение для некоторых вопросов оплодотворения и пола. Часть II 9

С. И. Тереза. К проблеме взаимоотношения щитовидной железы и женской половой системы Ч. II и III 19

Б. Домбровский. Антиклиния у млекопитающих и ее функциональное освещение 37

В. С. Кирпичников и Е. И. Балкашина. Материалы по генетике и селекции карпа 45

Г. В. Никольский. Материалы по ихтиофауне городищ бассейнов Ветлуги и Вятки 79

Н. И. Калабухов. Анабиоз у животных при температуре ниже 0°.2. Условия переохлаждения организма животных 97

П. А. Косминский. Исследования над интерсексуальностью у непарного шелкопряда (Lymantria dispar L.) II. Морфологическое исследование интерсексуальных самцов 113

И. С. Скобло. Влияние перемежающегося голодания на развитие гусениц лугового мотылька . . . 159

INHALT. 1935: T. XIV. HEFT 1

A. Sewertzoff. Phylembryogenetische Modi 1

S. Gerschensohn. Affinität homologer Chromosomen und ihre Bedeutung für das Geschlechts- und Befruchtungsproblem. Teil II. . . 9

S. Teresa. On the problem of interrelation between the thyroid-gland and the feminine reproductive system P. II a. III. 19

B. Dombrowsky. Die Antiklinie bei den Säugetieren in funktioneller Beleuchtung 37

V. Kirpichnikoff and E. Balkaschina. Materials to genetics and selection of the Carp 45

G. Nikolsky. Materialien zur Kenntis der Ichtyofauna der Burgen an der Wetluga und Wiatka 79

N. Kalabuchov. «Anabiosis» in animals at temperature below 0°. 2. The conditions of undercooling of animal organism 97

P. Kosminsky. Untersuchungen über Intersexualität bei Lymantria dispar L. T. II. Morphologische Untersuchung der männlichen Intersexen 113

J. Skoblo. Influence of the intermittent starvation of the development of the larvae of Meadow-Moth (Loxostege sticticalis L.) . . 159

П. М. Комаров. О типах промежуточных форм медоносной пчелы (Apis mellifera L.). (Материалы к полиморфизму общественных насекомых) 171

С. В. Кириков. Эколого-географический очерк южной оконечности Урала 193

РЕФЕРАТЫ и РЕЦЕНЗИИ

Н. Шапиро. Натали В. Ф., Генетика 207

P. Komarow. Beiträge zur Kenntnis des Polymorphismus der sozialen Insekten. Morphologische Untersuchungen der Uebergangsformen der Honigbiene (Apis mellifera L.) 171

S. Kirikoff. Oekologo-geographische Studien des südlichen Ausläufers der Uralgebirge . . . 193

REFERATE UND BÜCHER-BESPRECHUNGEN

N. Schapiro. Nataly F. Genetik. 207

Адрес редакции: Москва, ул. Герцена, д. 6,
Зоологический музей. Тел. 1-57-21

В редакцию по вопросам подписки и доставки не обращаться

Цена 4 руб.

ТОМ XIV ВЫП. 2
BAND XIV HEFT 2

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ZOOLOGITSCHESKIJ JOURNAL

VORMALS „REVUE ZOOLOGIQUE RUSSE“

Под редакцией:
А. М. БЫХОВСКОЙ, М. Л. ЛЕВИНА и А. Н. СЕВЕРЦОВА

Schriftleitung:
A. M. BYCHOWSKAJA, M. L. LEVIEN, A. N. SEWERTZOW



УПРАВЛЕНИЕ УНИВЕРСИТЕТОВ И НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИХ УЧРЕЖДЕНИЙ НАРКОМПРОСА РСФСР

ГОСУДАРСТВЕННОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО БИОЛОГИЧЕСКОЙ И МЕДИЦИНСКОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

МОСКВА 1935

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Под редакцией

А. М. Быховской, М. Л. Левина и А. Н. Северцова

ПОДПИСНАЯ ЦЕНА: на том—16 р., на 2 вып. — 8 р.

Подписка принимается всеми отделениями, магазинами, киосками, уполномоченными КОГИЗа и во всех почтовых пунктах СССР

СОДЕРЖАНИЕ. 1935. Т. XIV. В. 2

Н. И. Калабухов. Закономерности массового размножения мышевидных грызунов. (Обзор литературы) 209

Г. Ф. Гаузе. Исследования над борьбой за существование в смешанных популяциях 243

П. А. Косминский. Исследования над интерсексуальностью у непарного шелкопряда Lymantria dispar. L. Ч. II. Морфологическое исследование интерсексуальных самцов (окончание) 271

Н. И. Шапиро и Я. М. Жолондзь. К вопросу о влиянии полной анестезии облучаемого объекта на частоту индуцируемой Х-лучами мутабильности. 311

Н. И. Нуждин. Исследование одной нестойкой хромосомы у Drosophila melanogaster и вызываемой этой хромосомой мозаичности 317

Б. Г. Иоганзен. Морфолого-биологические особенности круглоротых Сибири 353

С. А. Северцов. К познанию экологии размножения. 371

С. Я. Парамонов. Эфиопского ли происхождения фауна южной подобласти Палеарктики (по Бартеневу)? 397

РЕЦЕНЗИИ и РЕФЕРАТЫ

Труды Ин-та зоологии и биологии Всеукраинской Академии наук. Т. I. Сборник исследований над индивидуальным развитием животных, № 7, стр. 1—248, Киев, 1934, цена 7 р. 50 к. Б. Балинский 410

INHALT. 1935. Bd. XIV. HEFT 2

N. Kalabuchow. On the causes of fluctuations in numbers of the mouselike rodents 209

G. Gause. Studies on the struggle for existence in mixed populations 243

P. Kosminsky. Untersuchungen über Intersexualität bei Lymantria dispar. L. II. Teil. Morphologische Untersuchung der männlichen Intersexen. Schluss 271

N. Schapiro and J. Zolondz. Data concerning the influence of complete anesthesia of the irradiated object on the frequency of mutations induced by X-rayes . . 311

N. Noujdin. An investigation of an unstable chromosome in Drosophila melanogaster and of the mosaicism caused by it 317

B. Johansen. Morphologische und biologische Besonderheiten der sibirischen Neunaugen 353

S. Sewertzoff. Zur Frage der Vermehrungsbiologie der Tetraoniden im staatlichen Waldschutzgebiet Baschkiriens 371

S. Paramonow. Ist das südliche Untergebiet der Paläarktis (nach Bartenew) Aethiopischer Herkunft? 397

BUCHERBESPRECHUNGEN und REFERATE

Travaux de l'Institut de Zoologie et Biologie de l'Académie des Sciences d'Ukraine, v. I. Recherches sur l'ontogénie des animaux, № 7, B. Balinsky. 410

Адрес редакции: Москва, ул. Герцена, д. 6,

Зоологический музей. Тел. 1-57-21

В редакцию по вопросам подписки и доставки не обращаться

ТОМ XIV ВЫП. 3
BAND XIV HEFT 3

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ZOOLOGITSCHESKIJ JOURNAL

VORMALS „REVUE ZOOLOGIQUE RUSSE“

Под редакцией:
А. М. БЫХОВСКОЙ, М. Л. ЛЕВИНА и А. Н. СЕВЕРЦОВА

Schriftleitung:
A. M. BYCHOWSKAJA,
M. L. LEVIEN, A. N. SEWERTZOW



УПРАВЛЕНИЕ УНИВЕРСИТЕТОВ И НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИХ УЧРЕЖДЕНИЙ НАРКОМПРОСА РСФСР

ГОСУДАРСТВЕННОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО БИОЛОГИЧЕСКОЙ И МЕДИЦИНСКОЙ ЛИТЕРАТУРЫ
МОСКВА 1935

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Под редакцией

А. М. Быховской, М. Л. Левина и А. Н. Северцова

ПОДПИСНАЯ ЦЕНА: на том—16 р., на 2 вып. — 8 р.
Подпика принимается всеми отделениями, магазинами, киосками, уполномоченными КОГИЗа и во всех почтовых пунктах СССР

СОДЕРЖАНИЕ. 1935. Т. XIV. В. 3

Г. Ф. Гаузе. Закономерности массового размножения вредных насекомых 413

П. А. Косминский и Н. Б. Варшавер. Исследование над интерсексуальностью у непарного шелкопряда III. Получение интерсексуальных изменений под влиянием температуры 439

Р. И. Серебровская. К вопросу об ускорении темпа селекции количественных признаков у Drosophila malanogaster действием рентгеновских лучей 465

И. И. Соколовская. Опыты по гибридизации птиц. I. Сцепленные с полом признаки у гибридов между Cairina moschata u. Anas platyrhyncha 481

М. Шарлемань. Каменный дрозд. Реликт горной фауны на Украине 497

Б. Г. Иоганзен. Морфолого-биологические особенности круглоротых Сибири (окончание) . . . 501

Т. Н. Барановская и А. М. Колосов. Питание лисицы (Vulpes vulpes L.) 523

С. В. Кириков. Экология фауны позвоночных Предуралья и Зауралья на их южной разграничительной линии (окончание). . . . 551

Б. А. Красавцев. О питании травяной лягушки (Rana temporaria L.) 594

INHALT. 1935. Bd. HEFT 3

G. Gause. On the causes of the mass appcarance of the insects . . 413

P. Kosminsky und N. Warschawer. Untersuchungen über Intersexualität bei Lymantria dispar L. III Teil. Auslösung intersexueller Veränderungen durch Temperatureinwirkung 439

[illegible] the rate of [illegible] characters in Drosophila melanogaster by the action of X-rays 465

J. Sokolowskaja. Über Hybridisationsversuche an Vögeln. I Teil. Geschlechtsgebundene-Merkmale bei Hybriden von Cairina moschata u. Anas platyrhinchus 481

M. Charlemagne. Die Steindrossel (Monticola saxatilis L.) als ein Relikt der Gebirgsfauna der Ukraine 497

B. Johansen. Morphologische und biologishe Besonderheiten der sibirischen Neunaugen. (Schluss) . . 501

T. Baranovskaja und A. Kolossow. Die Nahrung des Fuchses ([illegible] vulpes L.) 523

[illegible] tiere des [illegible] biets in der südlichen [illegible] zone (Schluss) 551

B. Krassawzew. Über die Nahrung von Rana temporaria temporaria L 594

РЕЦЕНЗИИ и РЕФЕРАТЫ

Проф. В. А. Догель. Учебник зоологии беспозвоночных (Л. Зенкевич) 601

Э. Синнот и Л. Дэнн. Курс генетики. Теория и задачи (П. Рокицкий) 603

REFERATE und BÜCHERBESPRECHUNGEN

Prof. Dogel W. Lehrbuch der Zoologie der Wirbellosen Tiere (L. Zenkewitsch) 601

Edmund W. Sinnot and L. C. Dunn, Principles of Genetics (P. Rokitsky.) 603

Адрес редакции: Москва, ул. Герцена, д. 6,
Зоологический музей. Тел. 1-57-21

В редакцию по вопросам подписки и доставки не обращаться

ТОМ XIV ВЫП. 4
BAND XIV HEFT 4

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ZOOLOGITSCHESKIJ JOURNAL

VORMALS „REVUE ZOOLOGIQUE RUSSE“



УПРАВЛЕНИЕ УНИВЕРСИТЕТОВ И НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИХ УЧРЕЖДЕНИЙ НАРКОМПРОСА РСФСР

ГОСУДАРСТВЕННОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО БИОЛОГИЧЕСКОЙ И МЕДИЦИНСКОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

МОСКВА 1935

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Основан акад. А. Н. Северцовым

Под редакцией

А. М. Быховской, М. Л. Левина (отв. ред.) и П. А. Косминского

ПОДПИСНАЯ ЦЕНА: на том—16 р., на 2 вып. — 8 р.
Подписка принимается всеми отделениями, магазинами, киосками, уполномоченными КОГИЗа и во всех почтовых пунктах СССР

СОДЕРЖАНИЕ. 1935. Т. XIV. В. 4

Пятидесятилетие научной и педагогической деятельности Николая Михайловича Кулагина 607

Библиографический список трудов академика Н. М. Кулагина, опубликованных до 1 марта 1935 . . 611

Косминский П. А. Исследования над интерсексуальностью у непарного шелкопряда (Lymantria dispar L.) IV часть. Общее заключение 621

Беккер Э. Челюстной аппарат паутинного клещика Tetranychus telarius (L.) и его отправления в связи с вопросом о химической борьбе с клещиком 637

Лаврехин Ф. А. К познанию изменчивости медоносной пчелы II. Сравнительная биометрическая характеристика половых придатков трутней различных форм медоносной пчелы Apis mellifera . . . 655

Алпатов В. В. К познанию изменчивости медоносной пчелы. III. Кубитальная ячейка на крыльях видов р. Apis и ее диагностическое и эволюционное значение . . 664

Шпет Г. И. К онтогенетическому анализу систематических отличий у прямокрылых насекомых . . . 674

Шпет Г. И. Диференцировка систематических признаков в онтогенезе байкальских бокоплавов . 701

Якубова Ф. Х. Борьба за существование у щитовки Chionaspis salicis L. 712

INHALT. 1935. Bd. XIV. HEFT 4

Fünfzig Jahre der wissenschaftlichen und pädagogischen Tätigkeit Prof. Dr. N. Kulagin ordentlichen Mitglied der Weissrussischen Akademie der Wissenschaft 607

Verzeichnis der wissenschaftlichen Werke von Prof. Dr. Kulagin N. (bis zum 1 März 1935) 611

Kosminsky P. Untersuchungen über Intersexualität bei Lymantria dispar L. Allgemeine Schlussfolgerungen 621

Becker E. Die Mundwerkzeuge des Tetranychus telarius (L.) und deren Funktion in Beziehung zur chemischen Bekämpfung des letzteren 637

Lavrechin Th. Contribution to the study of variation in honey bee. II. A comparative biometric characteristic of the sexual appendages of the drones belonging to different forms of the genus Apis . . . 655

Alpatov W. Contribution to the study of variation in honey bee. III. The cubital cell on the wings of different forms of the genus Apis and its taxonomical and evolutionary significance 664

Spett G. Zur Phänogenetik der systematischen Unterschiede bei Geradflüglern 674

Spett G. Formation of the Systematic Characters in the Ontogenesis of Baikal Gammarids 701

Jakubowa F. Der Kampf ums Dasein bei der Schildlaus Chionaspis salicis L. 712

Якубова Ф. Х. Размер тела щитовки Lepidosaphes ulmi L. и плодовитость 719

Jakubowa F. Körpergrösse und Fruchtbarkeit der Schildlaus Lepidosaphes ulmi L. 719

Золотарев Е. Х. Условия существования и индивидуальная изменчивость у Азиатской саранчи (Locusta migratoria L.) 722

Zolotarev E. Die Existenzbedingungen und die individuelle Variabilität der Wanderschnecke 722

Смарагдова Н. П. Жаро-и холодостойкоть некоторых амбарных вредителей в связи с температурными условиями их развития . . 737

Smaragdova N. Heat and Cold Resistance of the Grain Weevils and the Grain Mites in Relation to the Temperature of their Development 737

Бирштейн Я. А. Материалы по географическому распространению водных животных СССР 749

Birstein J. Materialen zur geographischen Verbreitung der Wassertieren der UdSSR 749

Бартенев А. О понтийской фауне 762

Barteneff A. Über die Pontische fauna 762

Соколовская И. И. Опыты по гибридизации птиц 785

Ssokolowskaja I. Über Hybritationsversuche an Vögeln . . 785

Шмальгаузен И. И. К вопросу о методике сравнительного анализа роста рыб 802

Schmalhausen I. Zur Frage über Methodik der uergleichenden Analyse des Wachstums der Fische . . . 802

Адрес редакции: Москва, ул. Герцена, д. 6,

Зоологический музей. Тел. 1-57-21

В редакцию по вопросам подписки и доставки не обращаться

Цена 4 руб.